Goldschmidt

Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung

Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung

von

Prof. Dr. Richard Goldschmidt
Mitglied des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie,
Berlin-Dahlem

Mit 113 Abbildungen

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12a
1920

Buchdruckerei des Waisenhauses in Halle a. d. S.

Richard Hertwig

zu seinem 70. Geburtstag

in Treue und Verehrung

gewidmet



Vorwort

Die Untersuchungen über experimentelle Intersexualität, die der Verfasser im letzten Jahrzehnt ausführte, ergaben Resultate, deren Besonderheit und Neuartigkeit es zu einer dringenden Notwendigkeit machte, sie unsern übrigen Kenntnissen vom Geschlechtsproblem einzuordnen. Anstatt die spezialistische Darstellung der Experimentalergebnisse, die gleichzeitig im 23. Bd. der Zeitschrift für induktive Abstammungslehre erscheint, mit einem umfangreichen „Allgemeinen Teil“ zu belasten, erschien es uns besser, die allgemeinen Schlußfolgerungen in eine Gesamtdarstellung des Geschlechtsproblems hineinzuarbeiten. So wurde dem vielen Neuen, das wir zu sagen haben die notwendige elementare Darstellung der Grundtatsachen zugefügt Wir hoffen, daß sich die Herren Fachgenossen dadurch nicht von dem für sie bestimmten Teil des Buches abschrecken lassen, das auf diese Weise auch dem Mediziner usw. zugängig gemacht wird. Der besondere Charakter des Buches bringt es aber auch mit sich, daß wir beim Referieren der Befunde von einem Eingehen in minutiöse Einzelheiten absehen mußten; denn es handelte sich nicht um eine erschöpfende Darstellung aller Tatsachen, sondern um das Herausarbeiten eines Gedankengangs im Rahmen der wichtigsten Tatsachen, um die Demonstration, daß das Geschlechtsproblem heute in den großen Zügen gelöst ist.

Nur ungern entschlossen wir uns, uns vollständig auf das Tierreich zu beschränken. Wir sind uns der Nachteile dieses Vorgehens, in bezug auf manche Abschnitte auch der historischen Ungerechtigkeit, wohl bewußt. Zweifellos ließen sich manche Abschnitte schon heute einheitlich für alle Organismen darstellen (Heterogametie, zygo-

tische Intersexualität, Zahlenverhältnis der Geschlechter); in anderen Abschnitten ist es aber noch gänzlich unmöglich (Chromosomen, Hormonenwirkung, Monoecie, Hermaphroditismus) oder, richtiger gesagt, dem Verfasser unmöglich. Dazu kommt, daß besonders die hochinteressanten Verhältnisse der niederen Pflanzen nicht ohne sehr ausführliche Darstellung klar gemacht werden können. So erschien uns die Beschränkung auf das eigene Arbeitsfeld weiser.

Das Buch wurde 1917 in Amerika geschrieben, aber inzwischen auf den jetzigen Stand unserer Kenntnisse gebracht. Der Verfasser ist den folgenden Herren für Überlassung von Originalabbildungen zu größtem Dank verpflichtet: Prof. F. R. Lillie-Chicago, Prof. Th. H. Morgan-New York, Prof. H. Poll-Berlin, Dr. J. Seiler-Berlin, Prof. E. Steinach-Wien. Dem Herrn Verleger gebührt besonderer Dank für die in jetziger Zeit alles eher wie selbstverständliche gute Ausstattung des Buches.

Berlin-Dahlem, Mai 1920

Richard Goldschmidt

Inhalt

I. Einleitung. Das Wesen der Sexualität

Die Mehrzahl der biologischen Geschlechtsprobleme — und nur von biologischen Problemen ist in diesem Buche die Rede — ergibt sich aus der Tatsache des Vorhandenseins zweier verschiedener Geschlechter im Reich der Lebewesen. Die Fragestellungen und ihre Lösungen, die von dieser Tatsache ausgehen, bildeten stets eines der anziehendsten Kapitel der Wissenschaft vom Leben; heute gehören sie auch zu den erfolgreichsten, sowohl in bezug auf die Fülle des Tatsachenmaterials, als auch die Tiefe des Eindringens in der Richtung auf kausales und physiologisches Verständnis. Wir werden ihrer Darstellung daher den größten Teil der folgenden Ausführungen zu widmen haben. Aber sie stellen nicht das gesamte Geschlechtsproblem dar. Die Voraussetzung für die Unterscheidung von Geschlechtern ist ja das Vorhandensein einer geschlechtlichen Fortpflanzung. Und diese stellt bekanntlich eines der Grundprobleme der Biologie dar, dessen vollständige Lösung den Schleier von einem großen Teil des Geheimnisses des Lebens lüften würde. Dieser Augenblick ist noch nicht gekommen; aber das Material, das in unzähligen Versuchen und Beobachtungen zusammengetragen ist, läßt bei richtiger Betrachtung wohl schon die Richtung erkennen, in der die Lösung einmal liegen mag.

Es ist nicht so lange her, daß man ganze Gruppen von Lebewesen für so einfach organisiert hielt, daß sie sich dauernd und in alle Ewigkeit fort durch Zweiteilung zu vermehren vermögen. Mit wachsender Kenntnis hat sich die Zahl solcher Lebewesen mehr und mehr verringert und heute können wir sagen, daß im Tierreich — und im folgenden beschränken wir uns auf das Tierreich — es wohl kein sicheres Beispiel einer Form gibt, die sich dauernd ungeschlechtlich vermehren kann. Früher oder später kommt für alle tierischen Organismen ein Augenblick, in dem ein Sexualakt irgendwelcher Art eintritt. In der Regel ist das ein Befruchtungs-

vorgang, also eine Vereinigung männlicher und weiblicher Elemente. In anderen Fällen ist es aber eine Parthenogenese, also ein Geschlechtsakt ohne Teilnahme männlicher Elemente. Die Sexualität muß daher zunächst unabhängig von der Befruchtung betrachtet werden; sie stellt einen elementaren Prozeß für sich dar, zu dem die Befruchtung als eine Teilerscheinung hinzukommt. Das Hauptproblem lautet also: Warum bedarf der tierische Organismus, auch der allereinfachste, regelmäßig wiederkehrender geschlechtlicher Vorgänge, um unbegrenzt in seinen Nachkommen fortbestehen zu können? Oder anders ausgedrückt: die Vermehrung und Fortpflanzung ist zweifellos eine Form des Wachstums über die Grenzen des Individuums hinaus, wobei jedes folgende mit jedem vorhergehenden stofflich kontinuierlich ist. Warum ist ein dauerndes Wachstum unmöglich, es sei denn, daß ein eingeschalteter Geschlechtsvorgang den Prozeß wieder von neuem beginnen läßt?

Diese Fragen zeigen ohne weiteres, daß die Wurzeln des Sexualitätsproblems zusammenlaufen mit den Problemen von Alter, Tod und Unsterblichkeit. Sie alle haben reichliche Berücksichtigung in den Forschungen und Spekulationen der neueren Biologie gefunden, und wir brauchen nur die Namen Bütschli, R. Hertwig, Maupas, Weismann und die Schlagworte Verjüngung und Amphimixis zu nennen, die jedem Biologen geläufig sind.[1] Aber wir wollen nicht die zahlreichen mehr oder minder formalistischen Theorien erörtern, die in alter, neuer und neuster Zeit aufgestellt wurden, sondern uns die Haupttatsachen in einer Form vorführen, die uns erkennen läßt, in welcher Richtung die Lösung zu suchen ist.

Im Metazoenkörper ist die Fortpflanzung an die Geschlechtszellen geknüpft, Eizellen, die sich parthenogenetisch entwickeln oder durch Samenzellen befruchtet werden. Diese Zellen stellen die stoffliche Brücke von allen vorhergehenden zu allen folgenden

---

1) Bütschli, O., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge etc. Frankfurt 1876. — Weismann, A., Über Leben und Tod. Jena 1882. — Maupas, E., Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés, Arch. Zool. exp. gén. 6. 1888. — Minot, Ch. S., The problem of age, growth and death. London 1908. — Hertwig, R., Über den Ursprung des Todes. Beilage zur Allgem. Ztg. 1906. — Hartmann, M., Tod und Fortpflanzung. München 1906. — Doflein, F., Das Unsterblichkeitsproblem im Tierreich. Freiburg 1913. — Loeb, J., The organism as a whole. New York 1916. — Child, E. M., Senescence and rejuvenescence. Chicago 1915. — Lipschitz, A., Allgemeine Physiologie des Todes. Braunschweig 1915. — Korschelt, E., Lebensdauer, Alter und Tod. Jena 1917.

Generationen dar, sie sind Glieder einer Kontinuität von theoretisch unbegrenzter Dauer, also in diesem Sinne unsterblich. Der ganze übrige Organismus beginnt mit der Sonderung der Geschlechtszellen von den Körperzellen in der individuellen Entwicklung und endet mit dem Tode. Was bedeutet dies nun physiologisch? Es bedeutet, daß die Zellen des Körpers sich durch ihre Funktionen so verbrauchen, daß sie schließlich zugrunde gehen müssen. Worin der Verbrauch oder auch die Anhäufung von den normalen Lebensablauf unmöglich machenden Stoffen physiologisch besteht, beschäftigt uns hier nicht. Die Tatsache als solche ist aber klar. Der Hauptcharakter der Geschlechtszellen den übrigen Körperzellen gegenüber ist also, daß sie während des individuellen Lebens physiologisch nicht verbraucht werden. Die Körperzellen — man denke an Muskel-, Nerven-, Drüsenzellen — führen Leistungen für das Ganze aus, die aus chemischer Notwendigkeit schließlich zum Tode führen; die Geschlechtszellen bleiben von den den Tod in sich tragenden Funktionen verschont, sie bleiben — sit venia verbo — physiologisch jungfräulich und sind deshalb imstande, den übrigen Körper in ihren Abkömmlingen zu überleben. Man hat deshalb auch manchmal die Stellung der Geschlechtszellen im Körper mit der eines Parasiten verglichen, ein allerdings nicht sehr glücklicher Vergleich. Besser wäre es vielleicht, sie mit der Stellung der Termitenkönigin im Termitenstaat zu vergleichen, die, ohne selbst am tätigen Leben des Staates teilzunehmen, von den Arbeitern erhalten wird, um die Erzeugung der folgenden Generation als einzige Aufgabe zu erfüllen.

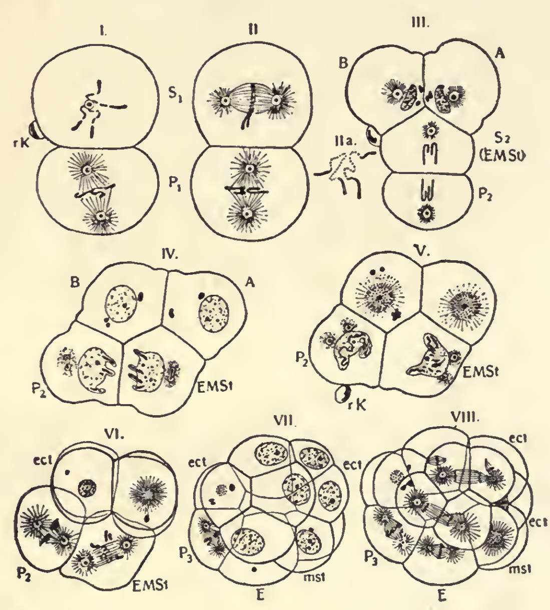


Fig. 1. Acht Furchungsstadien von Ascaris megalocephala zur Demonstration der Chromatindiminution S_1 die Ursomazelle, P_1—P_3 die Stammzellen der Geschlechtszellen, S_2 die 2. Ursomazelle (*EMSt*), E_1 *ect* Ektodermanlage, *mst* Anlage von Mesoderm und Stomodänm, *rk* Richtnngskörper, IIa die Chromosomen der Ursomazelle. Nach Boveri aus Harms

Dieselbe besondere Stellung der Geschlechtszellen im Körper offenbart sich nun in sichtbarer Form in ihrer gesamten Geschichte. Eine der auffallendsten Tatsachen der tierischen Embryologie ist die Sonderstellung der Keimzellen, die sich in allen Tiergruppen nachweisen läßt. Die Zahl der Ausnahmen ist in ständiger Abnahme begriffen und sie werden wohl einmal ganz verschwinden. Zwei typische Fälle mögen den Tatbestand erläutern. Das klassische Beispiel ist die von Boveri[1] entdeckte Keimbahn von Ascaris. (Fig. 1.)

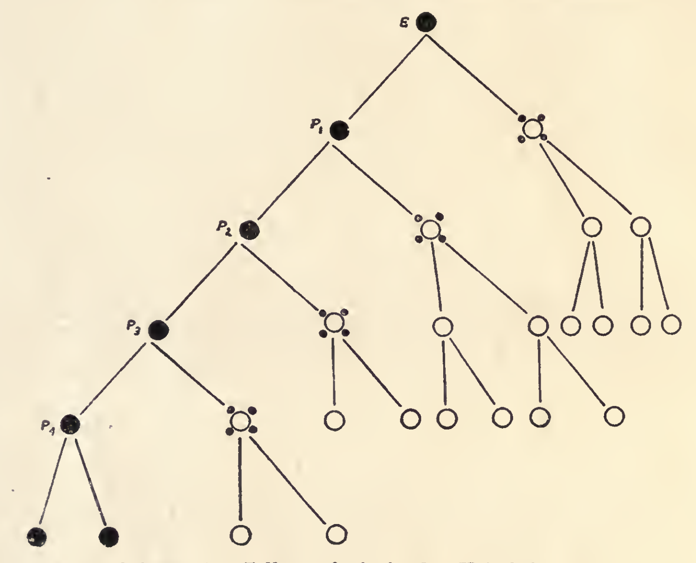


Fig. 2. Schema der Zellgenealogie in der Keimbahn von Ascaris
Schwarz die Keimbahn, weiß die diminuierten somatischen Zellen. Nach Boveri

Die erste Teilung des Eies führt zu zwei Zellen, die sich bereits in ihrer Kernkonstitution unterscheiden, indem in einer von ihnen ein Teil des Chromatins verloren geht, in der anderen nicht (Chromatindiminution). Die letztere gibt in ihren späteren Teilungen ausschließlich Körperzellen, nämlich Ektodermzellen, wie das Schema der Zellgenealogie Fig. 2 zeigt. Der nächste Teilungsschritt zerlegt die nicht diminuierte Zelle wieder in zwei, von denen wieder eine diminuiert wird. Ihre weitere Nachkommenschaft liefert wieder rein somatisches Material. Das gleiche gilt für zwei weitere Teilungsschritte der nicht diminuierten Zelle. Erst dann teilt diese sich in

1) Boveri, Th., Die Entwicklung von Ascaris megalocephala, etc. Festschr. f. C. v. Kupffer, 1899.

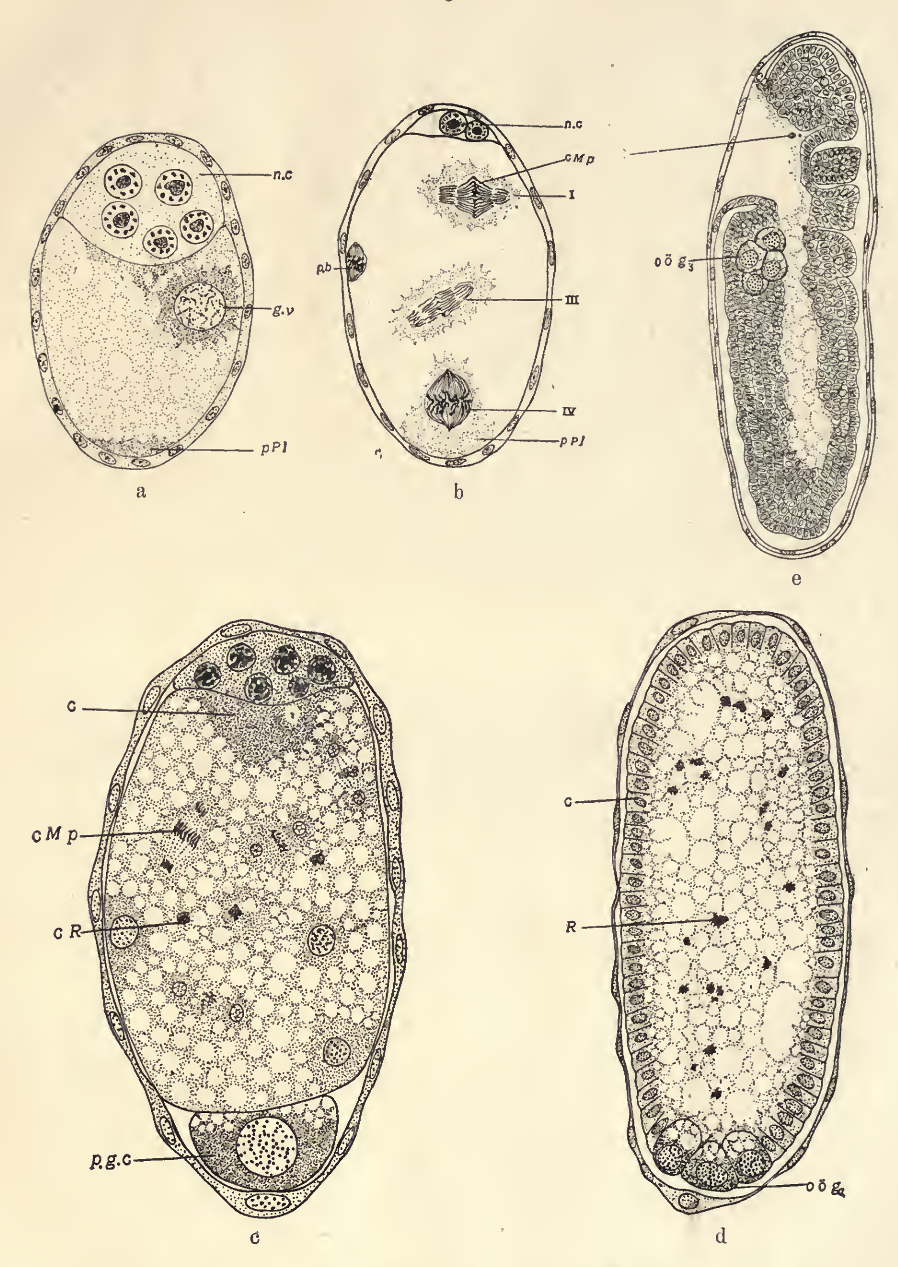


Fig. 3. Die Keimbahn der Gallmücke Miastor

a. Das Ei mit Nährzellen *nc*, dem Kern *gv* und dem Polplasma *pPl*. b. Die ersten Furchungsstadien mit der I., III., IV. Teilungsfigur. *pb* Richtungskörper, *cMp* das zu eliminierende Chromatin. c. Späteres Furchungsstadium. *cR* Reste des Eliminationschromatins, *c* Protoplasmaansammlung, *pgc* abgesonderte Urgeschlechtszelle. d. Nach der Bildung des Blastoderms *c*. *oög* die Ureier. e. Nach der Segmentierung des Keims. *R* Chromatinreste. Nach Hegner

zwei gleiche Zellen, die Urgeschlechtszellen, die dann weiterhin durch besondere Struktur im Embryo erkennbar bleiben. (Fig. 1.) Aus ihnen gehen dann allein die gesamten Geschlechtszellen, es sind deren Millionen, des späteren Wurms hervor. Die Keimbahn ist somit deutlich sichtbar vom befruchteten Ei bis zu den Keimzellen der nächsten Generation zu verfolgen.

Nicht minder instruktiv ist der in Fig. 3 erläuterte Fall der Keimbahn eines Insekts. Es handelt sich um die parthenogenetische Entwicklung der Gallmücke Miastor (Kahle, Hegner). Schon im unentwickelten Ei sieht man an einem Pol eine besondere Plasmaart, das Polplasma (pl. p.). Nach der Ausstoßung der Richtungskörper beginnen die Furchungsteilungen, bei denen bekanntlich bei den Arthropoden keine Zellgrenzen abgegrenzt werden. Wenn vier Kerne vorhanden sind, erleiden drei von ihnen bei der weiteren Teilung eine Chromatindiminution wie bei Ascaris; der vierte aber teilt sich ohne Diminution und eine der Tochterzellen gelangt in das Polplasma. (Fig. 3b.) Dies Plasma trennt sich dann mit seinem Kern von dem Rest des Eies und ist die Urgeschlechtszelle. (Fig. 3c.) Die übrigen Kerne bilden dann mit dem Plasma des Eies in der für Insekten typischen Weise Keimblätter und Organe des Embryos während die Urgeschlechtszelle sich in vier teilt. (Fig. 3d.) Dann teilen diese sich in acht und ordnen sich im jungen Embryo zu einem richtigen Ovarium an. (Fig. 3e.) Damit ist der Zyklus der Keimbahn geschlossen, denn aus diesen Urgeschlechtszellen werden bald die parthenogenetischen Eier der neuen Generation.

Diese, wie die Fülle analoger Fälle[1] zeigen uns nun für unsere allgemeinen Betrachtungen die folgenden wichtigen Tatsachen: das Material zur Bildung der Geschlechtszellen wird in der Entwicklung von Anfang an beiseite gestellt. Daß dem so ist haben außer den angeführten Beobachtungen auch solche Experimente erwiesen, in denen die betreffenden Zellen auf frühen Entwicklungsstadien zerstört wurden und geschlechtszellenlose Organismen darauf entstanden (Hegner, Reagan)[2]. Jenes Material zeigt vielfach sichtbare strukturelle Besonderheiten, nämlich Einlagerung besonderer Substanzen in das Protoplasma, sogenannte Keimbahnbestimmer, von

---

1) S. Zusammenstellung bei Hegner, R. W., The Germ-Cell Cycle in Animals. New York 1914.

2) Hegner, R. W., The Germ-Cell Cycle in Animals. New York 1914. — Reagan, F. P., Some Results and Possibilities of early Embryonic Castration. Anat. Rec. 11. 1916

denen einige Beispiele in Fig. 4 wiedergegeben sind oder Besonderheiten der Chromosomen, wie sie in der gerade geschilderten Chromatindiminution von Ascaris und Miastor gegeben sind. Die stoffliche Verschiedenheit konnte ebenfalls experimentell bewiesen werden, nämlich in Boveri's[1] geistreichen Ascarisversuchen. Diese abgesonderten Elemente nehmen ferner an den übrigen Leistungen



Fig. 4. Typen Keimbahnbestimmender Substanzen
a Im Ichneumonidenei nach Buchner. *b* In einem Furchungsstadium von Polyphemus (nach Kühn). *c* und *d* in Furchungsstadien von Cyclops (nach Amma)

des Körpers keinen aktiven Anteil mehr. Es wird dies einmal dadurch bewiesen, daß in Fällen, in denen diese Zellen allein, frei von andersartigen, ihnen bei höhern Organismen beigesellten Drüsenelementen entfernt werden können, ein völlig normaler, nur geschlechtszellenfreier Organismus entsteht (Kastrationsversuche von

1) Boveri, Th., Die Potenzen der Ascarisblastomeren bei veränderter Furchung. Festschr. R. Hertwig. V. 3, 1910.

Oudemans, Meisenheimer, Kopeč, Hegner). Ferner durch mancherlei Tatsachen, wie etwa die, daß bei Schmetterlingen vielfach ganz junge Raupen schon fertig entwickelte Hoden mit reifen Samenzellen besitzen, während der übrige Körper noch die ganze Fülle der physiologischen Leistungen bei Wachstum und Metamorphose zu vollbringen hat. Die Geschlechtszellen sind also sichtlich vom Beginn ihrer Existenz bis zum Ende von verbrauchender physiologischer Aktivität dispensiert und funktionieren nur insoweit, als der erhaltende, sozusagen egoistische, Stoffwechsel ihnen natürlich eigen ist.

Da, wie wir sahen, das physiologische Wesen der geschlechtlichen Fortpflanzung unabhängig ist von der Zweigeschlechtigkeit so lassen wir im folgenden die Samenzellen außer acht und beschränken uns auf die Eizellen, die ja allein schon das physiologische Wesen der geschlechtlichen Fortpflanzung enthüllen müssen. Hatten schon die Geschlechtszellen als Ganzes ihre vom übrigen Körper verschiedene Geschichte, so zeigt auch ihre individuelle Geschichte eine Fülle von Besonderheiten, deren Kenntnis für das physiologische Verständnis der Sexualität unerläßlich ist. Wir greifen aus der unendlichen Fülle der Tatsachen — die Gesamtgeschichte der Geschlechtszellen bildet den Hauptinhalt von 40 Jahren Zellforschung — diejenigen heraus, die uns für das Verständnis unseres speziellen Problems wichtig erscheinen.

Die Besonderheiten der Lebensgeschichte der Geschlechtszellen beginnen mit einer Reihe verwickelter Vorgänge im Kern, den synaptischen Prozessen. Da ihre Hauptbedeutung vermutlich mit anderen Fragen zusammenhängt, werden wir sie erst später zu erörtern haben. Dann folgt die Wachstumsperiode der Eizelle, eine Periode physiologisch intensivster Tätigkeit, die sich morphologisch in proteusartigen Veränderungen im Kern und Plasma kundgibt. Als Beispiel diene das Amphibien- und Selachierei. In Fig. 5 sind eine Reihe von Stadien der Wachstumsperiode wiedergegeben, die einige von den Umwandlungen zeigen, ohne daß bei der betreffenden geringen Vergrößerung Einzelheiten unterschieden werden können. Man erkennt aber, daß das Plasma dauernd seine Struktur ändert, der morphologisch sichtbare Ausdruck der chemischen Prozesse, die zur Ablagerung der Dottersubstanzen und der organbildenden Stoffe führen. Hand in Hand mit diesen Veränderungen gehen dann Umwandlungen innerhalb des Kerns, die zu dem Verwickeltsten gehören, was die Zellenlehre kennt. Die Abbildung zeigt nur, wie die ins Riesengroße anwachsenden Chromosomen sich in den mannigfaltigsten Figuren

im Kernraum verteilen. Die stärker vergrößerte Figur 6 zeigt dann, diesmal von dem sich sehr ähnlich verhaltenden Selachierei, wie allerlei Körper, Nukleolen, im Kern auftreten, die wieder verschwinden und anderen Platz machen, die anderen Kernstrukturen



Fig. 5. Fünf Stadien der Ovogenese von Proteus zur Demonstration der Umwandlungen in Plasma und Kern

d und *e* schwächer vergrößert als *a*—*c*. Nach Jörgensen

sich ebenfalls dauernd ändern, kurzum Veränderungen vor sich gehen, die auf intensivste Tätigkeit des Kerns schließen lassen. Wenn dann aber das Wachstum ein Ende erreicht hat, und die Reifeteilungen beginnen, werden Chromosomen sichtbar, die einen

winzigen Bruchteil des Volumens der während der Wachstumsperiode sichtbaren haben. Fig. 6 zeigt ebenfalls diese überraschende Erscheinung. Wenn dann die Reifeteilung stattfindet, geht der ganze riesenhafte Kern, bis auf die winzigen Chromosomen zugrunde. Bei solchen Organismen, deren Eikern nach der Reifeteilung nochmals ein Ruhestadium eingeht, wie etwa bei den Seeigeln, ist dann der gereifte Kern vielmals kleiner als der unreife.

Zu dem richtigen Verständnis dieser Erscheinungen ist wohl Rückert[1] zuerst gelangt, dessen Ideen dann später von Lubosch, Goldschmidt u. a. weiter ausgebaut wurden. Die Kernsubstanzen, speziell das Chromatin, spielen während der Wachstumsperiode eine bedeutende Rolle und dürften in irgendeiner Weise die Vorgänge im Protoplasma beeinflussen. Von diesen physiologisch aktiven Substanzen trennt sich aber das Material der Chromosomen — Trophochromatin und Idiochromatin sind die üblichen Ausdrücke für die beiderlei Kernsubstanzen — um dann allein, gewissermaßen gereinigt oder frei von Stoffwechselprodukten, in das befruchtungsfähige Ei einzugehen. Das Endprodukt der Vorgänge ist also eine Zelle, die in ihrem Protoplasma das für die erfolgreiche Entwicklung notwendige chemische Material enthält und im Kern die von allen physiologischen Schlacken gereinigten Chromosomen; womit der Kern physiologisch wieder im gleichen Zustand ist, wie der, mit dem die Entwicklung der vorhergehenden Generation begann.

Wenn wir wieder versuchen aus diesen Tatsachen das für unser Problem Wichtige herauszuschälen, so ist es wohl das Folgende. Eine der Aufgaben vieler Eizellen vor Erreichung der Entwicklungsfähigkeit, der Reife, ist die Aufspeicherung der Stoffe, deren der heranwachsende Organismus bedarf, sowohl zur Deckung seiner Energieausgaben als auch als spezifisches Material für die Formbildungsprozesse der Entwicklung. Das erstere, die Reservestoffe, ist natürlich mehr oder weniger nötig, je nachdem im Lauf der Entwicklung Gelegenheit geboten ist, von äußeren Energiequellen Nutzen zu ziehen. Das zweite, die organbildenden Stoffe, kann wohl nie entbehrt werden. Wenn sie auch nicht oft so schön sichtbar sind wie

1) Rückert, J., Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies der Selachier Anat. Anz. 7. 1892. — Goldschmidt, R., Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Zool. Jahrb. (An.) 21. 1904. — Lubosch, W., Über die Eireifung der Metazoen etc. Merkel u. Bonnets Ergebn. 11. 1901. 21. 1914. Hier die Literatur. — Buchner, P., Vergleichende Eistudien I. Arch. mikr. An. 91. 1918.

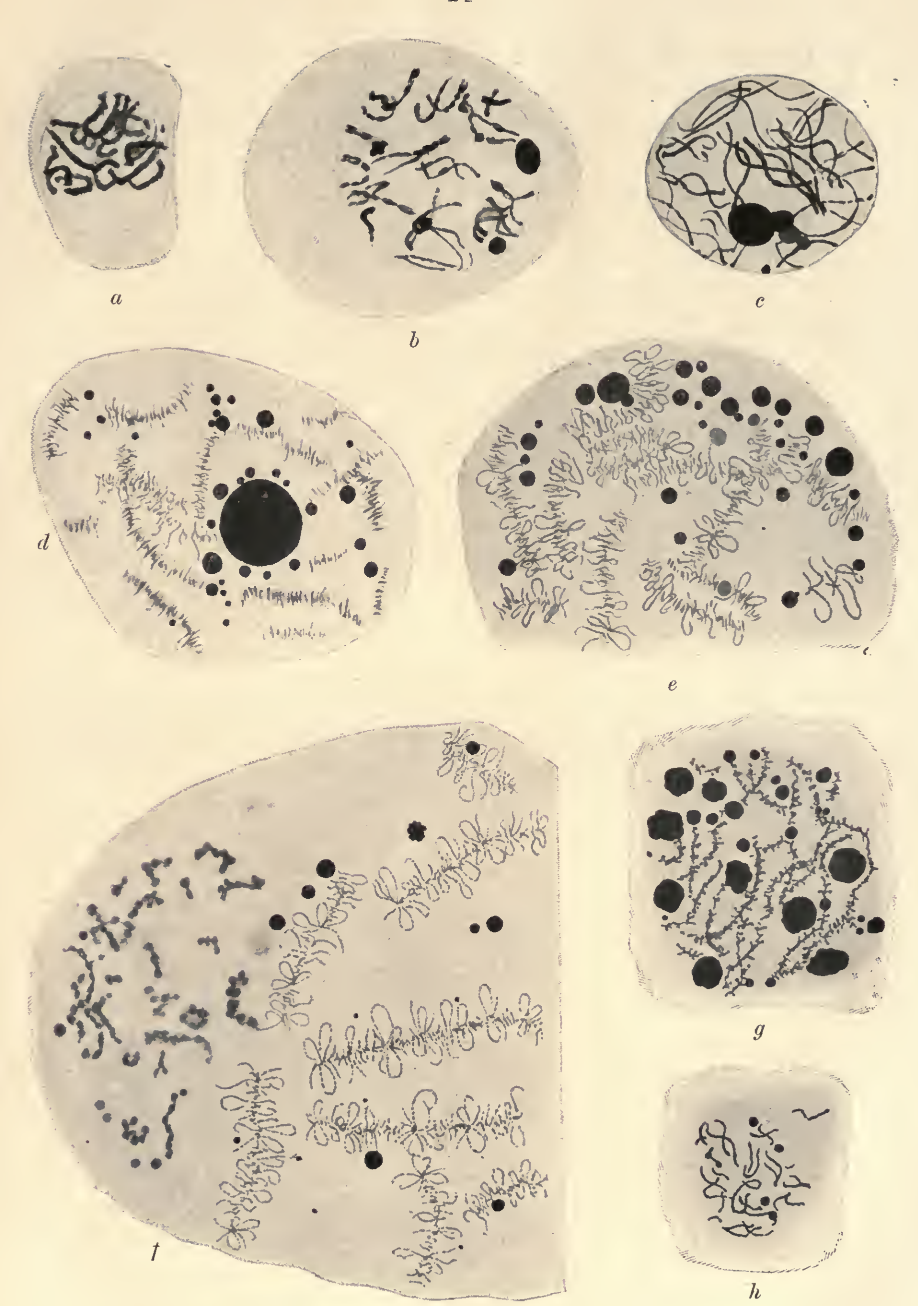


Fig. 6. Chromosomen und Nukleolen des wachsenden Selachiereis

a pachytaenes Bukettstadium. *b*—*f* Entfaltung der Bürstenchromosomen. *g*, *h* Verkleinerung, der Chromosomen vor der 1. Reifeteilung. Nach Maréchal aus Buchner.

im Ascidienei (Fig. 7), so ist ihr Vorhandensein doch experimentell unzählige Male bewiesen worden. Wir können somit ganz allgemein sagen, daß es eine der Vorbedingungen für die Erfüllung der Aufgabe der Eizelle ist, daß sie diejenigen chemischen Baustoffe aufgesammelt hat, die den sich entwickelnden Organismus befähigen, aus innerer und äußerer Nahrung die spezifischen Stoffe des Körpers aufzubauen. Was dies chemisch ist, wissen wir nicht mit Sicherheit. Es schließt unter allen Umständen die Substanzen ein, die in der üblichen Ausdrucksweise als Vererbungsträger bezeichnet werden; außer diesen möglicherweise ein Sortiment von Stoffen, die die Basis für die Spezifität der synthetischen Produkte während der Entwicklung bilden.

Das allgemeine Wesen der Sexualität bei den Metazoen ließe sich daher so charakterisieren: Frühzeitige Absonderung von Zellen die von den Funktionen des Körpers, die aus physikalisch-chemischer Notwendigkeit zum Tode führen, befreit sind: Vorbereitung dieser Zellen für ihre Aufgabe, einen den Eltern gleichen Organismus zu liefern, durch Ansammlung von Material als Energiequelle, durch Ablagerung von Stoffen im Zelleib, die für die Spezifität der Entwicklungsvorgänge notwendig sind, durch Reinigung des Kerns von allem außer dem gesamten Schatz der an die Chromosomen gebundenen Erbsubstanzen.

Diese ganzen Erörterungen haben mit der Tatsache als gegeben gerechnet, daß die Körperzellen früher oder später aus chemischer Notwendigkeit dem Tod verfallen sind. Wenn auch die tägliche biologische Erfahrung lehrt, daß dies richtig ist, so verlangen wir doch nach Möglichkeit experimentelle Beweise dafür. Die einzige Möglichkeit sie zu erbringen, besteht bei solchen Metazoen, die außer der geschlechtlichen auch ungeschlechtliche Fortpflanzung zeigen. Versuche solcher Art liegen am Süßwasserpolypen Hydra vor, vor allem von R. Hertwig und seinen Schülern[1]. Trotz vieler interessanter Tatsachen haben sie in bezug auf diesen Punkt noch keine entscheidenden Resultate gebracht, die sich an Klarheit den bald zu schildernden Ergebnissen an Infusorien zur Seite stellen ließen.

Man kann, und hat es getan, in diesem Zusammenhang auf solche Organismen hinweisen, die in Form von Dauerstadien den

1) Hertwig, R., Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von Hydra usca. Biol. Centrbl. 26. 1906. — Krapfenbauer, E., Einwirkung der Existenzbedingungen auf die Knospung von Hydra. Diss. München 1908. — Frischholz, E., Zur Biologie von Hydra. Biol. Centrbl. 29. 1909.

Winter überstehen, wie die Gemmulae der Süßwasserschwämme und die Statoblasten der Bryozoen. Bis jetzt aber wissen wir einmal nicht, ob bei der Bildung dieser Körper nicht Vorgänge vorhanden sind, die physiologisch dem Sexualitätsprozeß gleichwertig sind, und sodann haben wir keine Kenntnis, wie oft sich diese ungeschlechtlichen Akte ohne eingeschaltete Sexualität wiederholen können. Man könnte ferner auf gewisse Erscheinungen der Regeneration hinweisen. Winzige Teilchen der Ascidie Clavellina können das ganze Tier wiederherstellen. Aber die beiden vorher gestellten Fragen sind

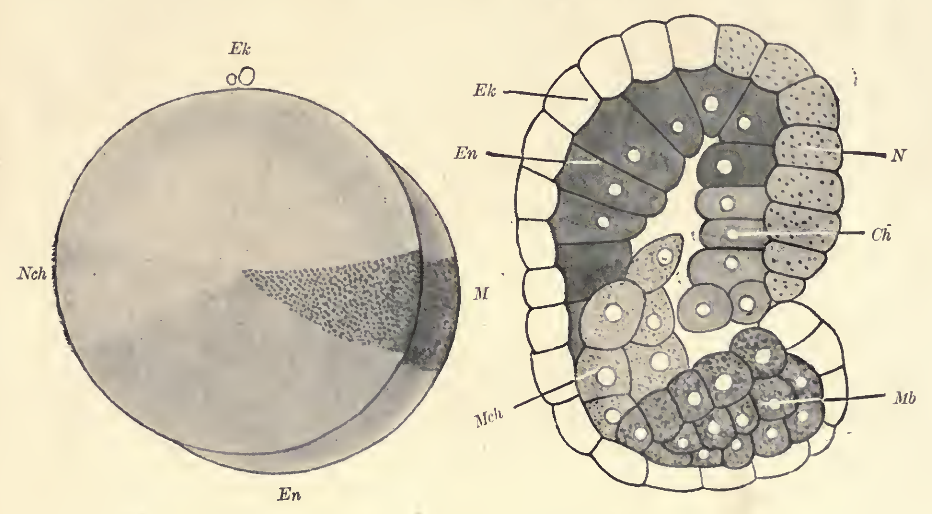


Fig. 7. Ei und Embryo der Ascidie Cynthia zur Demonstration der organbildenden Stoffe

Ek Ektoderm resp. Anlageplasma desselben, *Nch* Neurochordanlage, *N* Nervensystem, *Ch* Chorda, *En* Entoderm, *M* gemeinsame Anlage für Mesenchym (*Mch*) und Myoblasten (*Mb*). Nach Conklin aus Buchner

auch für dieses Objekt nicht gelöst, bei dem ja experimentell das gleiche ausgeführt wird, was der Schwamm oder das Bryozoon freiwillig tun. Die obigen Schlußfolgerungen in bezug auf die Sexualität der Metazoen sind also wohl einwandfrei.

In den Diskussionen über unser Problem haben stets die Verhältnisse der Protozoen eine ausschlaggebende Rolle gespielt und tatsächlich ist ihre Kenntnis und eingehende kritische Deutung von größter Wichtigkeit. Es gibt ja heute keine Gruppe von Protozoen mehr, für die nicht Geschlechtsprozesse nachgewiesen sind; besteht doch der wichtigste Teil der neueren Protozoenforschung in dem Nachweis der Zeugungskreise. Die Tatsachen der Sexualität sind

aber bei den Protozoen nicht so einfach beschrieben wie bei den Metazoen, da sie so mannigfaltig sind, daß erst von einer Kenntnis der Haupttypen eine allgemeine Formulierung abgeleitet werden kann. Wir müssen diese daher erst kurz betrachten.

Als ersten Typus, weil den Verhältnissen der Metazoen am nächsten kommend, betrachten wir den Zeugungskreis einer Gregarine, wie er schematisch in Fig. 8 wiedergegeben ist. Der Sexualakt beginnt mit dem Zusammenlegen zweier Individuen, die als weiblich und männlich bezeichnet werden müssen, und gemeinsamer Encystierung. In jedem Individuum bildet dann der Kern eine Teilungs-

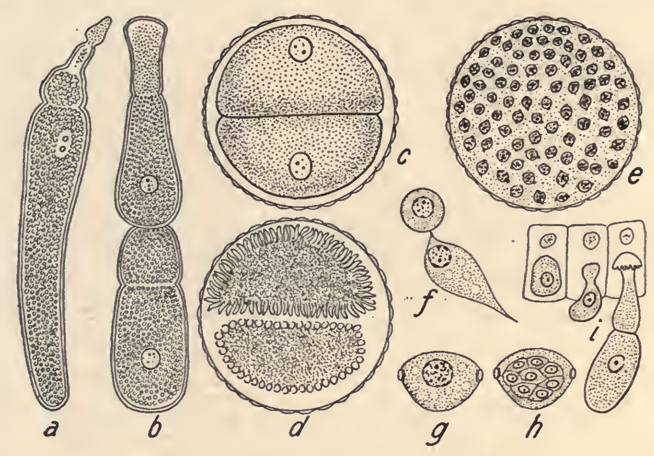


Fig. 8. Lebenszyklus einer Gregarine

a Einzeltier. *b* Copula. *c* Die beiden Tiere in der Cyste. *d* Sporoblastenbildung. *e* Cyste mit reifen Sporen. *f* Copulation der Sporoblasten (Gameten). *g*, *h* Sporen mit Sporozoiten. *i* Heranwachsen der jungen Gregarine in einer Epithelzelle. Aus Selenka-Goldschmidt

spindel, wobei ein großer Teil des Mutterkerns zugrunde geht. Durch sukzessive Teilungen werden nun eine große Zahl von Kernen gebildet, die nach der Oberfläche des Protoplasma rücken und sich hier mit kleinen Protoplasmateilen abgrenzen. Diese sind jetzt die Gameten. Oft sind sie deutlich als männlich und weiblich zu unterscheiden, ja die männlichen können ganz ähnlich wie Metazoenspermien strukturiert sein. Dann findet die Kopulation der zwei Gametenarten, die Befruchtung, statt und die Zygote bildet eine kleine Cyste. In ihr finden dann noch mehrere Teilungen statt zu sogenannten Sporozoiten, die nichts anderes sind als junge Gregarinen, die sich weiter entwickeln, sobald sie in den richtigen Wirt kommen.

Einen etwas anderen Typus der Sexualität zeigen die Foraminiferen, wie schematisch in Fig. 9 wiedergegeben ist. Hier findet wie bei so vielen Protozoen ein Wechsel geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung statt. Die ungeschlechtliche Generation wird wegen der kleinen Innenkammer die mikrosphärische genannt. Die Individuen enthalten zahlreiche, durch Teilung aus einem ursprünglichen, hervorgegangene Kerne. Bei der vegetativen Ver-

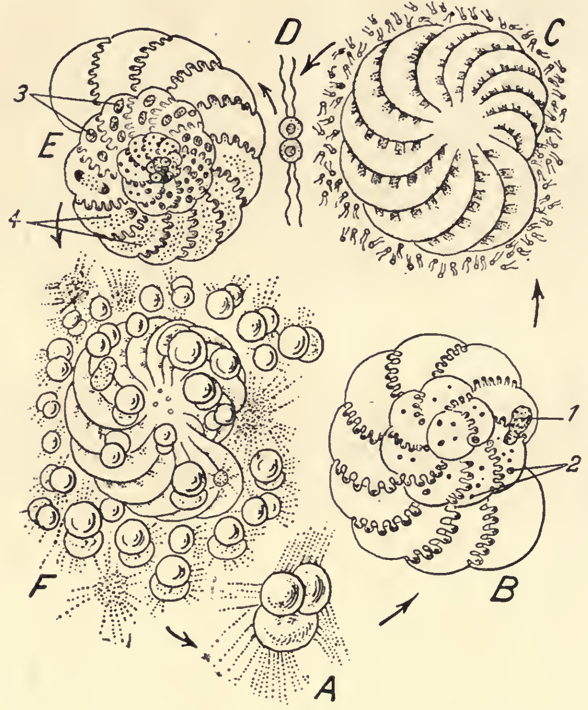


Fig. 9. Lebenszyklus der Foraminifere Polystomella

A — C die megalosphärische Generation: *1* Prinzipalkern, *2* Sekundärkerne, *3* Kerne, *4* Chromidien: *D* Kopulation der Schwärmer. *E*, *F* die mikrosphärische Generation in ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Aus Selenka-Goldschmidt

mehrung grenzt sich Protoplasma um jeden herum ab und diese kleinen amöboiden Gebilde wandern aus dem Muttertier aus und bilden neue Schalen. Dabei bleibt nun die Anfangskammer groß und deshalb wird diese Generation, die Geschlechtsgeneration, als makrosphärisch bezeichnet. Bei ihnen sondert sich nun der Kern in zwei Teile, einen vegetativen oder trophochromatischen Kern und eine Masse von Fortpflanzungschromatin oder Idiochromatin, ge-

wöhnlich Chromidialmasse genannt. Letztere zerfällt nun in zahlreiche kleine Körperchen, die schließlich als winzige Kerne erscheinen, sich mit Protoplasma umgeben und die Gameten darstellen. Der vegetative Kern geht aber mit Beginn der Fortpflanzung zugrunde. Die Gameten schwärmen dann aus, je zwei von verschiedenen Eltern vereinigen sich miteinander und aus der Kopula geht wieder ein mikrosphärisches Individuum hervor, womit der Zeugungskreis geschlossen ist.

Einen dritten, wieder andersartigen Sexualitätstypus finden wir bei der Heliozoe Aktinosphärium (Fig. 10). Hier encystiert sich

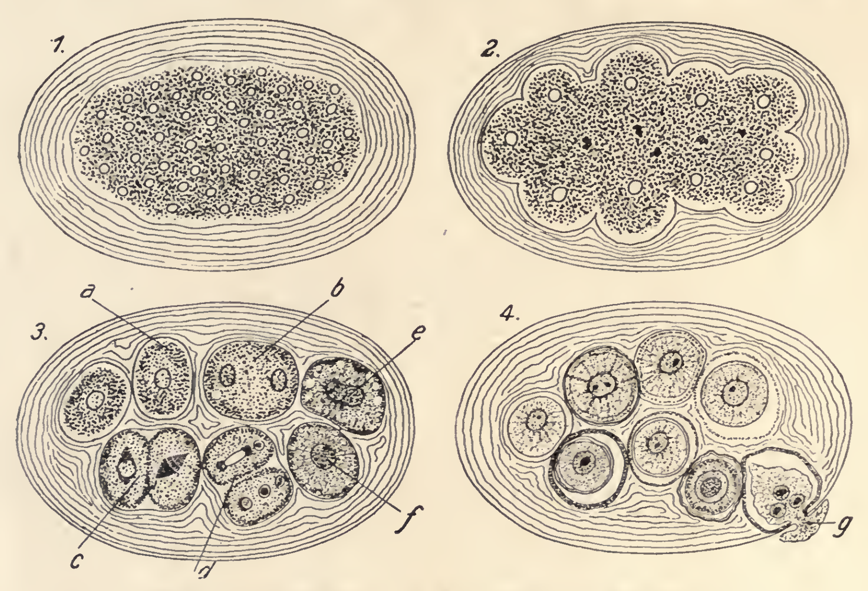


Fig. 10. Fortpflanzung von Aktinosphärium, kombiniert.

1. Die Fortpflanzungscyste. 2. Teilung in Primärcysten, Zugrundegehen der überzähligen Kerne. 3. Bildung der Primärcysten *a*, der Sekundärcysten *b*, die beiden Reifeteilungen *c*, *d*, die Befruchtung *e*, die Zygote *f*, Ausschlüpfen der jungen Tiere *g*. Aus Selenka-Goldschmidt

zum Zweck der sexuellen Fortpflanzung ein einziges vielkerniges Individuum. Dann geht ein großer Teil der Kerne zugrunde und in den übrigen grenzt sich je ein Teil des Protoplasma ab und scheidet eine Hülle aus, die Sekundärcyste. In jeder von diesen teilt sich nun Kern und Plasma in zwei: Jeder dieser Tochterkerne stößt in ähnlicher Weise wie eine Metazoeneizelle ein Richtungskörperchen aus und dann verschmelzen die beiden gereiften Kerne wieder miteinander. Die Befruchtung findet also zwischen zwei Kernen statt, die durch Teilung aus einander hervorgegangen waren. Aus der Zygote schlüpft dann wieder ein kleines Aktinosphärium aus.

Einen vierten Typus endlich stellt die Sexualität der Infusorien, die Konjugation, dar. (Fig. 11.) Die Infusorien besitzen zeitlebens zwei Kernarten, den Macronucleus und einen oder mehrere Micronuclei. Bei der typischen Konjugation legen sich zwei Individuen zusammen. Während der Macronucleus allmählich zerfällt und zugrunde geht fängt der Micronucleus in jedem Tier an sich zu teilen. Zwei Teilungen führen zu vier Teilkernen, von denen drei zugrunde gehen. Sie entsprechen also Richtungskörpern. Der vierte aber teilt sich nochmals in zwei; von diesen nun bleibt einer liegen, der stationäre Kern, der andere aber, der Wanderkern, wandert in das

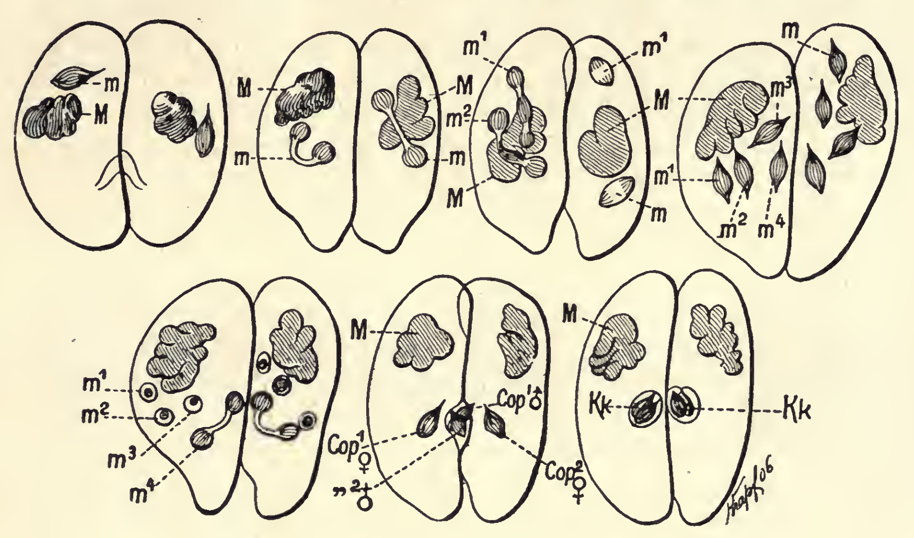


Fig. 11. Schema der Konjugation von Paramaecium

M Macronucleus, *m* Micronucleus, m_1—m_4 die Teile des Micronucleus, *Cop* ♂ der Wanderkern, *Cop* ♀ der Ruhekern, *Kk* der kopulierte Kern. Aus Selenka-Goldschmidt

andere Tier hinüber und verschmilzt dort mit dem stationären Kern. Jeder Wanderkern jeden Tieres befruchtet also den stationären Kern des anderen. Dann trennen sich die Paare wieder und durch Teilungen gehen aus dem Befruchtungskern wieder zwei Kerne hervor, von denen einer der Micronucleus bleibt, der andere zu einem Macronucleus wird.

Wenn wir nun diese Tatsachen physiologisch für das Sexualitätsproblem ausdeuten wollen, müssen wir versuchen in ähnlicher Weise ihren allgemeinen Charakter zu erfassen, wie wir es für die Metazoen taten. Bei dem Versuch dies zu tun, stoßen wir aber auf unüberwindliche Schwierigkeiten, die aus dem Begriff der Einzelligkeit der

Protozoen erwachsen. Ist die Protozoënzelle der Körperzelle der Metazoen vergleichbar oder der Geschlechtszelle oder zuzeiten der einen, zuzeiten der anderen? Die Lösung dieser und anderer Schwierigkeiten und damit eines der Grundprobleme der vergleichenden Anatomie hat unseres Erachtens Dobell[1] gefunden, als er darlegte, daß der Begriff der Einzelligkeit der Protozoen falsch ist, daß sie vielmehr nichtzellig sind. Die Metazoen haben in ihrer Organisation von der Methode der Einteilung in Zellen Gebrauch gemacht, die Protozoen nicht; erstere sind daher zellig, die letzteren nicht. Das Protozoon ist also weder morphologisch noch physiologisch irgend einer Zelle des Metazoenkörpers vergleichbar, sondern dem ganzen Metazoon. Und diese Auffassung erlaubt uns nun die Vergleiche zu ziehen, die es ermöglichen, das Wesen der Sexualität bei den Protozoen in gleicher Weise zu betrachten wie bei den Metazoen.

Wir müssen demnach feststellen, was in dem Protozoenorganismus mit der Funktion den Todeskeim in sich trägt, physiologisch gleich den Körperzellen der Metazoen, und was, von diesen Schädigungen unberührt, die Möglichkeit gewährt, das Leben von neuem zu beginnen, physiologisch gleich den Geschlechtszellen der Metazoen. Wenn wir von dieser Fragestellung aus die eben geschilderten Zeugungskreise der Protozoen betrachten, so nehmen wir die folgenden physiologischen Analogien zu den Verhältnissen der Metazoen wahr:

Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung der Protozoen bleibt eine Leiche zurück, physiologisch vergleichbar den Körperzellen der Metazoen. Bei den Gregarinen war es ein großer Teil des Protoplasmas und der quantitativ größte Teil des Kerns. Das gleiche trifft für die Rhizopoden zu. Beim Aktinosphärium war es ein gewisser Teil des Protoplasmas und reichlich Kernmaterial. Beim Infusorium war es der gesammte Macronucleus. Bei den Protozoen wird das Material, welches für die Bildung eines neuen Organismus nötig ist, ebenso wie bei den Geschlechtszellen der Metazoen, reserviert und vom Körperstoffwechsel ferngehalten. Es ist das nicht bei allen Formen direkt sichtbar, kann aber bei allen erschlossen werden. Sichtbar ist es bei solchen, bei denen das Material der zukünftigen Gametenkerne als propogatorische Chromidien im Plasma abgelagert ist (Sporetien, Goldschmidt, Idiochromidien, Mesnil) oder

---

1) Dobell, H. C., The principles of Protistology. Arch. Protistenk. 23 1911. Dobell hat merkwürdigerweise unsere auf den folgenden Seiten in allgemeinster Form durchgeführten Anschauungen auf das heftigste bekämpft, obwohl sie m. E. eine glänzende Illustration zu seinen eigenen Ideen darstellen.

innerhalb eines Kernes bereit liegt (Hartmanns polyenergide Kerne[1]); ferner besonders klar bei den Infusorien, bei denen das Geschlechtskernmaterial in Form des oder der Micronuclei — den Homologen der propogatorischen Chromidien — zeitlebens und vom Beginn der individuellen Existenz an gesondert ist, genau wie die Keimbahn des Miastor, während die Körperfunktionen vom Macronucleus geleitet werden, der damit wie die Körperzellen der Metazoen schließlich dem Tode verfallen ist[2]. Da nun auch die elementaren Einzelheiten der Sexualitätserscheinungen, wie Bildung und Reduktion der Chromosomen in den Geschlechtskernen identisch sind, so sind zweifellos die physiologischen Wesenheiten der Sexualität bei beiden Tiergruppen identisch.

Die Protozoen haben nun, solange man sich mit diesem Problem beschäftigt, das Material für experimentelle Studien geliefert, besonders die Infusorien, an denen die klassischen Studien von Bütschli, Hertwig, Maupas ausgeführt sind. Da bekanntlich auch hier ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Zweiteilung abwechselt mit Geschlechtsakten, der Konjugation, so ist hier das Material gegeben, die Frage zu lösen, ob und warum Sexualitätsprozesse im Leben der Tiere notwendig sind. Die neueren Versuche von R. Hertwig und seinen Schülern, ferner Calkins, Woodruff, und Woodruff und Erdmann[3] haben uns diesem Ziel sehr nahe gebracht. Woodruff hat den sicheren Beweis erbracht, daß es möglich ist, Paramecium jahrelang in vielen Tausenden von Generationen zu ziehen, theoretisch also unbegrenzt lange, ohne daß eine Konjugation eintritt. Die zweigeschlechtliche Fortpflanzung oder Befruchtung ist daher physiologisch nicht notwendig für die dauernde Existenz der Art, ebenso wie ja auch bei den Metazoen. Es wäre aber falsch, nun den Schluß zu ziehen, daß unbeschränkte Fortpflanzung ohne Sexualität

---

1) Hartmann, M., Polyenergide Kerne. Biol. Centrbl. 29. 1909. — Goldschmidt, R., Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. 5. 1904.

2) Diese Ausführung ist die Quintessenz unserer reichlich oft mißverstandenen Dualismushypothese. S. Goldschmidt, R., Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Zool. Jahrb. (An.) 21. 1904. — Die Chromidien der Protozoen. Arch. Protistenk. 5. 1904 — Lebensgeschichte der Mastigamöben Mastigella vitrea und Mastigina setosa, Ibid. Suppl. 1. 1907, — Das Skelett der Muskelzelle von Ascaris usw. Arch. Zellf. 4. 1909.

3) Hertwig, R., Über Parthenogenesis der Infusorien usw. Biol. Centrbl. 34. 1914. Hier Zitate der früheren Arbeiten. — Calkins, G. N., Studies on the life history of Protozoa. Journ. Exp. Zool. 1. 1909. — Woodruff, L. L. und Erdmann, Rh., A normal periodic reorganisation process etc. Ibid. 17. 1914, 20, 1916.

möglich ist. Bei genauer Registrierung der Teilungsgeschwindigkeit von Paramecien, die nach jeder Teilung isoliert wurden, zeigte es sich, daß ein regelmäßiger Rhythmus durch all die Tausende von Generationen hindurch stattfand. In ziemlich regelmäßigen Abständen[1] fiel die Teilungsrate beträchtlich und in solchen Zuständen der Depression, wie es mit Calkins genannt wird, sind die Tiere in Gefahr, zugrunde zu gehen. Fig. 12 zeigt eine solche Kurve für den Teilungsrhythmus mit den regelmäßigen Depressionsperioden. Woodruff und Erdmann erbrachten nun den bedeutungsvollen Nachweis, daß in jeder solchen Periode der Kernapparat des Paramecium eine Reorganisation erleidet, die, verglichen mit den Kernvorgängen bei

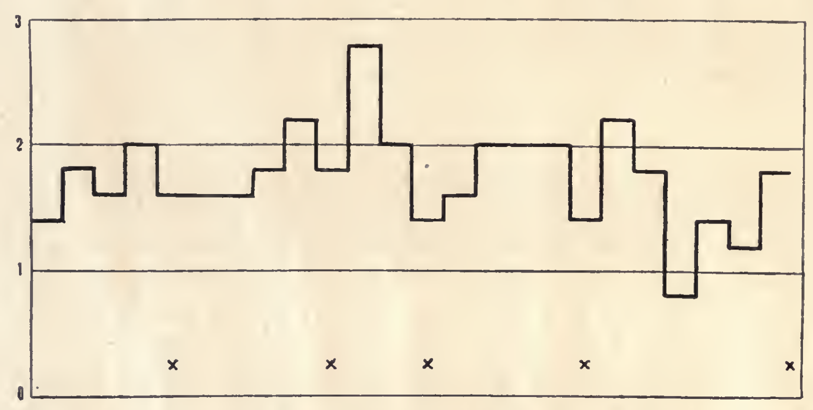


Fig. 12. Kurve der Teilungsrate von Paramecium, in der mit Kreuzen die Zeit der Parthenogenese angegeben ist. Die Ordinate gibt die Anzahl Teilungen für je 5 Tage, die Abszisse 5tägige Perioden. Nach Erdmann und Woodruff

der Konjugation, nichts anderes darstellt als eine Parthenogenese[2]. Der Macronucleus geht vollständig zugrunde, der Micronucleus macht ein paar typische Teilungen durch, wie im Beginn der Konjugation und läßt nur die Teilungen aus, die bei Konjugation durch die Zweigeschlechtigkeit bedingt sind. Dann wird aus Teilprodukten des Micronucleus ein neuer Macronucleus reorganisiert, genau wie nach der Konjugation.

Diese wichtigen Tatsachen führen nun in allgemeinster Form zu dem gleichen Schlusse, den uns die allgemeine Betrachtung der

1) Nach Jollos ist die Regelmäßigkeit der Perioden keine notwendige Erscheinung. S. Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Centrbl. 36., 1906

2) Woodruff und Erdmann geben dem Vorgang ohne ersichtlichen Grund die neue Bezeichnung Endomixis.

Sexualität schon aufgenötigt hatte. Während des Lebens mit seinen Funktionen häufen sich in der Zelle — und, wie die Infusorien lehren, speziell im Kern — Stoffe auf, die auf die Dauer nicht entfernt werden können und daher schließlich die Funktionen hemmen und den Tod herbeiführen. Ein Weiterleben ist nur den Geschlechtszellen möglich, deren Kernmaterial mit dem unerläßlichen Gesamtschatz der Erbsubstanzen sozusagen als eiserne Ration unberührt geblieben war. In der Mehrzahl der Fälle bei Metazoen und Protozoen stellt ein wesentlicher Teil des Körpers die Leiche dar. Bei den nichtzelligen Infusorien hat sichtlich das Protoplasma die Fähigkeit sich von den schädlichen Stoffen zu befreien und geht daher als Ganzes in die neue Generation über, während der sterbende Körperkern vom Geschlechtskern aus neuersetzt wird[1]. So sehen wir im allgemeinen Umrisse das Wesen und die Bedeutung der Sexualität. Die weitere Lösung des Problems dürfte im wesentlichen eine chemische sein. Welches sind die angehäuften Reaktionsprodukte, warum verhindern sie auf die Dauer die Funktion und welche physikalische oder chemische Beschaffenheit des Systems verhindert ihre Entfernung? Welches ist die chemische Besonderheit der lebenden Substanz, deren physikalisch-chemische Konsequenz dies ist? Welcher chemischen und physikalischen Beschaffenheit müssen die Stoffe sein, die im stande sind, unberührt von jenen Vorgängen und unverbraucht oder sich selbst ergänzend durch die Äonen weiterzubestehen? Wenn wir auch heute noch keine festbegründete Antwort auf diese Fragen wissen, so können wir doch wohl schon eines sagen: daß es wahrscheinlicher ist, daß die definitive Erklärung des Wesens und der Notwendigkeit der Sexualität Begriffe von der Ordnung Reaktionsprodukt, Katalyse, Wasserstoffionenkonzentration, Kolloid benutzen wird, als solche von der Ordnung Verjüngung, Amphimixis, Germinalselektion.

Wir haben im vorhergehenden des öfteren hervorgehoben, daß für die prinzipielle Betrachtung der geschlechtlichen Fortpflanzung die zweigeschlechtliche Fortpflanzung zunächst unberücksichtigt bleiben kann. Dies begründet sich auf die Tatsache, daß es Organismen

1) M. Hartmann zeigte neuerdings für die Volvocinee Eudorina eine langandauernde ungeschlechtliche Vermehrung ohne Kernreorganisation auf. Doch handelt es sich hier um einen grünen Organismus mit pflanzlicher Ernährungsweise, von dem unseres Erachtens nicht auf tierische Organismen geschlossen werden sollte. — Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels etc. Sitzber. preuß. Ak. Wiss. 1917.

gibt, wie gewisse Phyllopoden, Branchiopoden, Orthopteren, Nematoden, die sich ausschließlich eingeschlechtlich, parthenogenetisch, vermehren, während ihre nächsten Verwandten, bisweilen sogar Rassen der gleichen Art, normal zweigeschlechtlich sind.[1] Es gründet sich ferner auf die Tatsache, daß Infusorien und Volvocineen, ebenso auch Daphniden, wie soeben besprochen wurde, experimentell gezwungen werden können, sich ausschließlich der eingeschlechtlichen Fortpflanzung zu bedienen, obwohl sie, sich selbst überlassen, sich zweigeschlechtlich fortpflanzen würden. Es gründet sich ferner auf die allgemein bekannten Tatsachen der künstlichen Parthenogenese, welche zeigen, daß normalerweise befruchtungsbedürftige Eier auf chemischem Wege zur Entwicklung gezwungen werden können und völlig normale Nachkommenschaft liefern.[2] Aber dies ändert natürlich nichts an der Tatsache, daß zweigeschlechtliche Fortpflanzung die Regel im Tierreich, wie auch Pflanzenreich, ist und die unendlichste Fülle von Entwicklungen und Anpassungen vorhanden sind, die Befruchtung, also die Vereinigung männlicher und weiblicher Geschlechtszellen, zu ermöglichen. Das deutet darauf hin, daß dieser Form der Sexualität eine überwältigende physiologische Bedeutung zukommen muß. Nur einen Punkt vermochte bisher die experimentelle Forschung aufzuhellen in den Versuchen über künstliche Parthenogenese. Loeb, Warburg u. a.[3] haben bewiesen, daß der entwicklungerregende Einfluß des Spermatozoon und der künstlichen Mittel der Parthenogenese in einer Belebung der gesamten Oxydationsvorgänge im Ei besteht. Es scheint demnach, daß in der Regel die Prozesse, die als Entwicklung bezeichnet werden, nicht in Gang gesetzt werden können, ohne daß bestimmte Substanzen vom Spermatozoon in das Ei eingeführt werden. Es ist aber nicht denkbar, daß damit die Bedeutung der Zweigeschlechtlichkeit erschöpft ist. Denn da jene Prozesse der Entwicklungserregung auch bei der natürlichen Parthenogenese innerhalb der Eizelle ablaufen können, so wäre die gesamte Masse der Erscheinungen der Zweigeschlechtlichkeit eine ungeheure Energieverschwendung der Natur, die vorzustellen uns schwer fällt. Man hat deshalb versucht die Zweigeschlechtlichkeit mit dem Wesen der Vererbung und Variation zusammenzubringen, eine Anschauung, die ihren bekanntesten Aus-

1) S. später bei Parthenogenese.

2) Loeb, J., Artificial Parthenogenesis and Fertilization. Chicago 1913.

3) Loeb, J., l. c. — Warburg, O., Beobachtungen über Oxydationsprozesse im Seeigelei. Ztschr. physiol. Chemie 57. 1908.

druck in Weismanns Theorie der Amphimixis gefunden hat. Wir glauben, daß diese und verwandte Theorien im wesentlichen formalistischer Natur sind und sind daher geneigt, mit einem Urteil zu warten, bis geeignete Versuche uns auch in diesem Punkt physiologische Einsicht beschert haben.

Mit der in der Regel im Reich der Lebewesen herrschenden Trennung der Geschlechter ist nun aber nicht nur eine Fülle von biologischen Tatsachen gegeben, sondern die Gesamtheit der Probleme, die man gewöhnlich unter Geschlechtsproblemen, in einem biologischen Sinn, versteht. Von ihnen soll alles Folgende handeln.

II. Die elementaren Tatsachenkomplexe

Wenn wir von den Problemen sprechen, die sich aus der Tatsache der Zweigeschlechtigkeit der Tiere ergeben, so meinen wir damit nur die Sexualprobleme im engeren Sinne, die allgemein als die Frage der Vererbung und Bestimmung des Geschlechts zusammengefaßt werden können. Da die zweigeschlechtliche Fortpflanzung aufs tiefste in Bau, Physiologie und Lebensweise der Tiere einschneidet, so ist die Biologie der tierischen Fortpflanzung wohl das umfangreichste Gebiet der gesamten Biologie, aus dem auch nur die Hauptdaten hier anzuführen uns fern liegt. Wir setzen seine Hauptzüge als bekannt voraus, und erwähnen nur solche Tatsachen, die für unser engeres Problem notwendig sind.[1] Dieses engere Problem haben wir als Vererbung und Bestimmung des Geschlechts bezeichnet. Die elementare Tatsache ist, daß, abgesehen von den besonders zu besprechenden Ausnahmen und Besonderheiten, die bei oberflächlicher Betrachtung gleich verlaufende Befruchtung identisch erscheinender Eier, zwei Arten von Organismen in ungefähr gleicher Zahl den Ursprung gibt, männlichen und weiblichen, die oft in jedem Teil ihres Körpers so verschieden sind, daß man sie aus Unkenntnis zu verschiedenen Arten oder Gattungen rechnen konnte. Die Regelmäßigkeit und scheinbare Unverrückbarkeit dieses Vorgangs muß auf einem elementaren Vererbungsmechanismus beruhen. Und so ist das erste Problem der Zweigeschlechtigkeit die Frage nach dem Mechanismus, der die regelmäßige Sonderung zweier Geschlechter bedingt. Dieses Grundproblem der Geschlechtsvererbung ist heute, wie wir sehen werden, bereits vollständig gelöst.

1) Eine ausführliche wissenschaftliche Darstellung dieses Gebiets nach Darwin ist uns nicht bekannt. Dagegen ist es ein beliebter Gegenstand populärwissenschaftlicher und halbpopulärer Literatur. Siehe z. B. in Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben II. B. G. Teubner 1916. — R. Goldschmidt., Die Fortpflanzung der Tiere. B. G. Teubner 1909. — Cunningham, J. T., Sexual dimorphism in the animal kingdom. London 1900.

A. Der Mechanismus der normalen Geschlechtsvererbung

Jedermann weiß heute, daß es Gregor Mendel in den 60er Jahren des vorigen Jahrhunderts gelungen ist, den Mechanismus aufzudecken, durch den bestimmte Erbeigenschaften in gesetzmäßiger Weise auf die Nachkommen übertragen werden, Gesetze, die zahlenmäßig formuliert werden können. Da nun die Vererbung des Geschlechts ein Vorgang ist, bei dem, wie im Mendel-Versuch, bestimmte Klassen von Individuen — nämlich die beiden Geschlechter — in bestimmten Zahlenverhältnissen — nämlich in gleicher Zahl — auftreten, so lag der Gedanke einer Anwendung dieser Gesetze auf das Geschlechtsproblem nicht fern. Und Mendel selbst verfehlte nicht ihn anzudeuten, und das in einer Zeit, in der noch nichts von den zellulären Vorgängen der Befruchtung, der Reifung der Geschlechtszellen und den Chromosomen bekannt war. Seine Worte über dieses Problem sind:[1]

„..... Ist es blos Zufall, daß hier die nämlichen Pflanzen in dem Verhältnisse 52:203 oder 1:4 vorkommen, oder hat dieses Verhältnis dieselbe Bedeutung wie in der ersten Generation des Bastards mit veränderlichen Nachkommen? Ich möchte das Letztere bezweifeln, schon wegen der sonderbaren Folgerungen, die sich aus diesem Falle ergeben würden. Anderseits läßt sich die Frage nicht so leicht von der Hand weisen, wenn man erwägt, daß die Anlage für die funktionsfähige Entwicklung entweder blos des Stempels oder nur der Staubgefäße schon in der Organisation der Grundzellen ausgesprochen sein müßte, aus welchen die Pflanzen hervorgegangen sind und daß dieser Unterschied in den Grundzellen möglicherweise davon herrühren konnte, daß die Eichen sowohl, als auch die Pollenzellen in bezug auf die geschlechtliche Anlage verschieden waren."

Bald nach der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze im Jahre 1900 wurde diese Idee zunächst von Strasburger und Castle wieder aufgenommen und dann vor allem von G. Smith, Bateson und Correns durchgeführt und bewiesen.[2] Da zu ihrem Verständnis

1) Mendel, G., Brief an C. Nägeli (1870), Abhdlg. d. K. Sächs. Ges. Wissenschaft. Math.-Phys. Kl. 39. III, 1905, S. 241 (Herausgeg. v. C. Correns).

2) Strasburger, E., Versuche mit diöcischen Pflanzenarten. Biol. Centrbl. 20. 1900. — Castle, W. E., The Heredity of Sex. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard 40. 1903. — Smith, G., Rhizocephala. Fauna u. Flora Neapel. Mon. 29. 1906. — Bateson, W., Address to Zool. Sect. British Assoc. 1904. — Correns, C., Bestimmung und Vererbung des Geschlechts nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. Berlin 1907.

die Kenntnis der Mendelschen Gesetze eine Voraussetzung ist, so seien deren so oft dargestellte Grundprinzipien für den Nichtbiologen kurz rekapituliert.

a) Die Mendelschen Gesetze

Mendels Ausgangspunkt war die Überzeugung, daß ein Gesetz der Vererbung nur gefunden werden könne, wenn eine einzelne, rein erbliche Eigenschaft einer Rasse durch Bastardierung mit der entsprechenden, aber typisch verschiedenen einer anderen Rasse verbunden und dann das Verhalten dieses Paares von Erbeigenschaften im Bastard und seiner Nachkommenschaft verfolgt wird. Mendel benutzte zu seinen Versuchen verschiedene Erbsenrassen; wir nehmen aber aus gleich ersichtlichen Gründen einen später von Correns studierten Fall als Ausgangspunkt. Es gibt zwei Rassen der Wunderblume Mirabilis jalapa, die sich in einer Erbeigenschaft unterscheiden. Die eine blüht rot, die andre weiß. Werden sie miteinander gekreuzt, so wird ein hellrotblühender Bastard in der ersten Bastardgeneration (F_1-Generation genannt) erhalten. Die beiden Eigenschaften haben sich also im Bastard zu etwas mittlerem gemischt. Die Nachkommen dieses Bastards, die durch Selbstbestäubung oder Wechselbestäubung zweier Geschwisterbastardpflanzen gewonnen werden, sind nun nicht etwa wieder hellrot, sondern bestehen aus weißen, roten und hellroten, und zwar genau im Zahlenverhältnis von $^1/_4$ weiße : $^2/_4$ hellrote : $^1/_4$ rote (Fig. 13). Werden diese F_2-Pflanzen nun wieder ebenso durch Selbstbestäubung vermehrt, so zeigt es sich, daß die weißen nur rein weiße Nachkommenschaft erzeugen, die ihrerseits auch wieder nur weiße hervorbringt, also für weiß rein züchtet, daß ebenso die roten F_2-Pflanzen für rot rein züchten, während die hellroten sich nun wieder genau so verhalten wie ihre hellroten F_1-Eltern, nämlich wieder in die 3 Typen in gleicher Weise spalten. Durch Spaltung werden also in der zweiten Bastardgeneration die elterlichen Typen rein erhalten. Mendel fand nun den einfachen Schlüssel zu diesen Tatsachen, eine Lösung, auf der sich seitdem eine ganze Wissenschaft aufgebaut hat.[1] Wenn zwei gleichartige Eltern ihnen gleiche Nachkommenschaft erzeugen, so beruht es darauf, daß ihre Geschlechtszellen oder Gameten bei der Befruchtung die gleichen Erbfaktoren mitbringen. Bei einer rotblühenden Pflanze enthält z. B. sowohl jeder männliche Gamet wie jeder weibliche den Rotfaktor A, die Nachkommenschaft ist also immer wieder AA. Das gleiche gilt natürlich für eine rein weißblühende Pflanze, deren Gameten alle den Weißfaktor a enthalten, so daß die Befruchtung immer die Pflanze aa ergibt. Bei der Bastardierung sind die

1) Mendel, G., Versuche über Pflanzenhybriden. Neudruck in Ostwalds Klassiker. — Lehrbuchmäßige Darstellungen: Bateson, W., Mendels principles of heredity. Cambridge 1909. Deutsche Ausg. Leipzig, B. G. Teubner, 1914. — Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 3. Aufl. Berlin 1920. — Correns, C., Die neuen Vererbungsgesetze. Berlin 1912. — Darbishire, A. R., Breeding and the Mendelian discovery. London 1911. — Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft. 3. Aufl. Leipzig 1920. — Haecker, O., Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl. Braunschweig 1912. — Plate, L., Vererbungslehre. Leipzig 1913. — Punnett, R. C., Mendelism. London 1911.

Eltern in dem Punkt verschieden, daß der eine einen Faktor für rot, A, der andere einen für weiß, a, enthält. Bei der Befruchtung kommen diese beiden zusammen, der Bastard heißt damit Aa. Wenn nun in der Nachkommenschaft dieses Bastards wieder die rein roten und rein weißen Typen auftreten, die rein weiterzüchten, so ist dies nur möglich, wenn sowohl die männlichen wie die weiblichen Gameten des Bastards zum Teil A und zum Teil a enthalten, somit sich zu AA und aa vereinigen können. Das heißt mit anderen Worten: im Bastard mischen sich die Erbfaktoren nicht, sondern bleiben rein und werden rein, so wie sie in den Bastard kamen, auf dessen Gameten wieder überliefert. Dies ist das

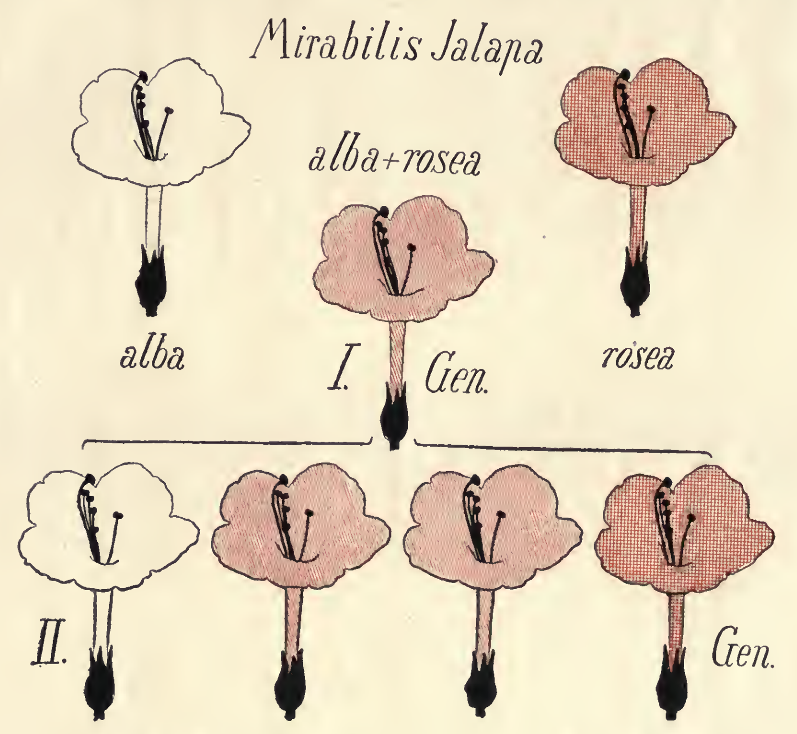


Fig. 13. Mendelspaltung der Blütenfarbe von Mirabilis jalapa
Nach Correns

erste Mendelsche Grundgesetz, das Gesetz von der Reinheit der Gameten, das seitdem tausendfach bestätigt wurde. Wenden wir es nun auf unser Beispiel an. Die rotblühende Wunderblume AA und die weiße aa erzeugen den hellroten Bastard Aa. Bei dessen Gametenbildung werden diese Faktoren wieder reinlich gesondert und ein Teil der Gameten enthält A, ein anderer Teil a. Wenn der Mechanismus dieser Verteilung dem Zufall unterworfen ist, so werden es genau zur Hälfte A und zur Hälfte a sein. Das trifft ebenso für die Eizellen wie den Pollen zu. Bei Fortpflanzung dieses Bastards können alle Eizellen A und Eizellen a sich mit Pollenzellen A und Pollenzellen a vereinigen. Wenn diese Vereinigung wieder eine rein zufällige ist, so werden sich genau gleich viel Eier A mit Pollen-

zellen A oder a vereinigen wie Eizellen a mit Pollenzellen A oder a. D. h. ein Viertel der Befruchtungen ergeben AA, ein Viertel Aa, ein Viertel aA und ein Viertel aa. Und dies ist genau das Versuchsresultat von 1 rot, 2 hellrot, 1 weiß.



Fig. 14. Dihybride Mendelspaltung bei Kreuzung schwarz-glatthaariger mit weiß-langhaarigen Meerschweinchen.
Baur-Goldschmidts Wandtafeln

Die Mendelsche Spaltung findet also ihre Erklärung in der Reinheit der Gameten, und die zahlenmäßige Verteilung der Klassen ihre Erklärung in der Kombination nach den Gesetzen des Zufalls.

Der Grund, daß wir Mendels Objekt nicht als erstes Beispiel nahmen, ist nun der, daß es eine kleine Komplikation bietet. Bei der Wunderblume zeigte

der F_1-Bastard eine Mischung beider Elterncharaktere, rot und weiß gab hellrot. In sehr vielen Fällen zeigt sich nun, daß im F_1-Bastard eine der beiden Eigenschaften die andere völlig unterdrückt, dominiert, so daß der Bastard einem der Eltern genau gleichsieht. Wir nennen dann diese Eigenschaft die dominante und die andere die rezessive. Trotzdem tritt aber in F_2 die richtige Spaltung auf. Schreiben wir für die dominante Eigenschaft D und für die rezessive r, so ist der Bastard Dr und die zweite Bastardgeneration $^1/_4$ DD : $^1/_4$ Dr : $^1/_4$ rD : $^1/_4$ rr. Da nun die DD-Individuen nicht von den Dr unterschieden werden können, so erscheinen in der zweiten Bastardgeneration $^3/_4$ Individuen mit dem dominanten Charakter und $^1/_4$ mit dem rezessiven. Aber nur eines von den drei Vierteln, das Viertel DD, züchtet rein, die anderen Dr und rD spalten wieder. Wenn also Dominanz einer Eigenschaft in F_1 vorliegt, so ist die Spaltung in F_2 3 : 1 anstatt 1 : 2 : 1. Um ein Beispiel dieses Typus zu nennen: Wird eine Wildente mit ihrer bekannten Wildfärbung mit einer weißen Lockente gekreuzt, so ist F_1 nicht von Wildenten zu unterscheiden. Wildfarbe ist also dominant über weiß. In F_2 aber tritt eine reine Spaltung auf in drei wildfarbige Tiere zu einem weißen.

Wie aber nun, wenn die zur Bastardierung verwandten Formen sich in 2, 3 oder mehr Eigenschaften voneinander unterscheiden? Jede einzelne von ihnen würde, wenn nur allein betrachtet, die typische Spaltung zeigen. Dadurch, daß wir sie zusammen betrachten, kann natürlich nichts an dieser Tatsache geändert werden. Wenn somit die Gameten zu gleichen Teilen rein sein sollen für A und a, ebenso aber auch für B und b und für C und c, so folgt, daß alle Kombinationen dieser Faktoren die gleiche Möglichkeit haben in den Gameten zusammenzukommen. Kreuzen wir also etwa AABB mit aabb, so ist der Bastard AaBb. Seine Gameten werden dann alle möglichen Kombinationen von A oder a mit B oder b enthalten und jede Möglichkeit wird gleich oft auftreten, d. h. der Bastard bildet in gleicher Zahl Gameten AB, Ab, aB, ab. Da dies in beiden Geschlechtern stattfindet, so können sich bei der Befruchtung diese 4 Arten von Gameten mit 4 ebensolchen Sorten verbinden, d. h. 16 Kombinationen können entstehen, die man am einfachsten so schreibt:

AB AB 1	AB Ab 2	AB aB 3	AB ab 4
Ab AB 5	Ab Ab 6	Ab aB 7	Ab ab 8
aB AB 9	aB Ab 10	aB aB 11	aB ab 12
ab AB 13	ab Ab 14	ab aB 15	ab ab 16

Wenn nun Dominanz der großen Buchstaben über die kleinen vorliegt, so erhalten wir 9 Individuen unter je 16, die die beiden dominanten Charaktere

zeigen, nämlich Nr. 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 10, 13. Ferner 3, die den einen dominanten Charakter zeigen (A) und den anderen rezessiven (b), nämlich Nr. 6, 8, 14, ferner 3, die umgekehrt a und B sichtbar zeigen, nämlich Nr. 11, 12, 15, und endlich eines mit beiden rezessiven Charakteren Nr. 16. Die Spaltung in F_2 liefert also vier Kombinationen im Verhältnis von 9 : 3 : 3 : 1. Ein solches Beispiel ist in Fig. 14 wiedergegeben, nämlich die Kreuzung schwarzer, glatthaariger, mit weißen angorahaarigen Meerschweinchen. Schwarz dominiert über weiß, glattes Haar über Angorahaar. F_2 zeigt 9 schwarz-glatthaarige, 3 schwarz-angorahaarige, 3 weiß-glatthaarige, 1 weiß-angorahaariges.

Es ist klar, daß auf diese Weise sich leicht berechnen läßt, was bei jeder Zahl von Faktoren zu erwarten ist. Wären die beiden Rassen in drei Faktoren verschieden, nämlich AABBCC und aabbcc, so würde der Bastard AaBbCc nicht weniger als 8 verschiedene Sorten von Keimzellen bilden, nämlich ABC, ABc, AbC, aBC, Abc, aBc, abC, abc. Mit ihresgleichen befruchtet, erhielten wir 64 Kombinationen, die, wenn A resp. B resp. C über a resp. b resp. c dominant sind, sich in der Nachkommenschaft ausdrücken werden als:

27 mit allen drei dominanten Charakteren (ABC),
9 mit zwei dominanten und einem rezessiven Charakter (ABc),
9 mit zwei dominanten und einem rezessiven Charakter (AbC),
9 mit zwei dominanten und einem rezessiven Charakter (aBC),
3 mit einem dominanten und zwei rezessiven Charakteren (Abc),
3 mit einem dominanten und zwei rezessiven Charakteren (aBc),
3 mit einem dominanten und zwei rezessiven Charakteren (abC),
1 mit drei rezessiven Charakteren (abc).

Aus diesen letzten Beispielen folgt nun das zweite Mendelsche Grundgesetz, nämlich, daß in der Nachkommenschaft von Bastarden sich alle Eigenschaften, in denen sich die Bastardeltern unterscheiden, frei und beliebig zu allen denkbaren Kombinationen rekombinieren können. Dies Gesetz ist von der größten Wichtigkeit für die Vererbungslehre. Weitere Einzelheiten sind aber für das Verständnis der Geschlechtsprobleme nicht nötig.

b) Geschlecht als mendelnde Eigenschaft

Es ist klar, daß wir auf Grund der Mendelschen Regeln das Resultat einer jeden Bastardbefruchtung und einer jeden mit solchen Bastarden oder ihrer Nachkommenschaft ausführbaren Befruchtung voraus berechnen können. Die wichtigste Kombination, die sich nun ausführen läßt, ist die Rückkreuzung eines Bastards mit einem seiner Eltern. Nehmen wir die hellrote Bastardwunderblume von rot- und weißblühenden Eltern und befruchten ihre Eier mit dem Pollen der weißblühenden elterlichen Rasse, so führen wir eine Mendelsche Rückkreuzung aus. Wir wissen, daß der hellrote Bastard Aa reine Gameten für A und für a bildet. Bei der Rückkreuzung können sich daher ebensoviele mütterliche Gameten A mit väterlichen a vereinigen, als mütterliche a ebenfalls mit a. Das Resultat der Rückkreuzung ist daher 1 Aa : 1 aa. Aa und aa aber waren ja die hell-

roten und weißen Elternpflanzen dieses Versuchs. Wir sehen somit, daß eine Rückkreuzung in diesem Fall zu gleichen Teilen die Typen der zur Rückkreuzung verwandten Formen wiedergibt.

Was ist aber das Resultat einer Rückkreuzung, wenn der Bastard nicht intermediär ist, sondern dominant erscheint, wie in dem obigen Beispiel der Wildenten? Der Bastard heißt nun wieder Aa, A ist dominant über a und der Bastard gleicht daher äußerlich dem seiner Eltern, der A lieferte. Kreuzen wir nun diesen Bastard zurück mit demjenigen seiner Eltern, der das dominante Merkmal besitzt, also in Symbolen Aa $\times$ AA, dann erhalten wir nach dem gleichen Vorgang wie im letzten Beispiel als Nachkommen 1 AA : 1 aA. Da nun A dominant ist, so erscheint die gesamte Nachkommenschaft äußerlich dem einen der Bastardeltern gleich, obwohl die Hälfte (aA) Bastardbeschaffenheit besitzt. Führen wir nun aber die entsprechende Rückkreuzung so aus, daß der Bastard mit der das rezessive Merkmal enthaltenden Rasse rückgekreuzt wird, so ist das Resultat anders. Die Formel lautet jetzt Aa $\times$ aa und dies gibt natürlich als Nachkommenschaft 1 Aa : 1 aa. Dies zeigt uns, daß, wenn wir den Bastard mit seinen rezessiven Eltern rückkreuzen, wir wieder zu gleichen Teilen die beiden Typen erhalten, die zur Rückkreuzung dienten, genau wie bei der Mirabilisrückkreuzung.

Es ist nun ohne weiteres ersichtlich, daß dieses Resultat eine große Ähnlichkeit mit dem Vorgang der normalen Geschlechtsvererbung zeigt. In beiden Fällen zeigen die Eltern eine typische Verschiedenheit, und die Nachkommen zeigen in gleicher Zahl die gleiche Differenz. Wenn daher Männlichkeit und Weiblichkeit nach dem Typus mendelnder Faktoren vererbt würden, so könnte die Geschlechtsvererbung als eine Rückkreuzung aufgefaßt werden, wobei ein Geschlecht immer die Faktoren für beide Geschlechter enthält, ein Bastardgeschlecht ist mit Dominanz des einen, das andere aber rein ist in bezug auf die Geschlechtsfaktoren. Wenn wir Männlichkeit als M bezeichnen, welches dominant ist über Weiblichkeit m, so könnten die beiden Geschlechter sein Mm = ♂ und mm = ♀. Und die Befruchtung ergäbe stets wieder die gleiche Zahl von beiden. Die beiden Schemate Fig. 15 erklären ohne weiteres diese Annahme der Identität der Rückkreuzung von Mirabilis und der Geschlechtsvererbung.

Wir müssen nun hier die übliche Terminologie erwähnen, die wir auch im folgenden immer benutzen werden: der Bastardcharakter wird stets als heterozygot (d. h. durch Vereinigung verschieden-

artiger Geschlechtszellen zustandegekommen) und die reine Form als homozygot (Vereinigung gleicher Geschlechtszellen) bezeichnet. In unserem Beispiele wäre daher das männliche Geschlecht das heterozygote Mm und das weibliche das homozygote mm. Es ist

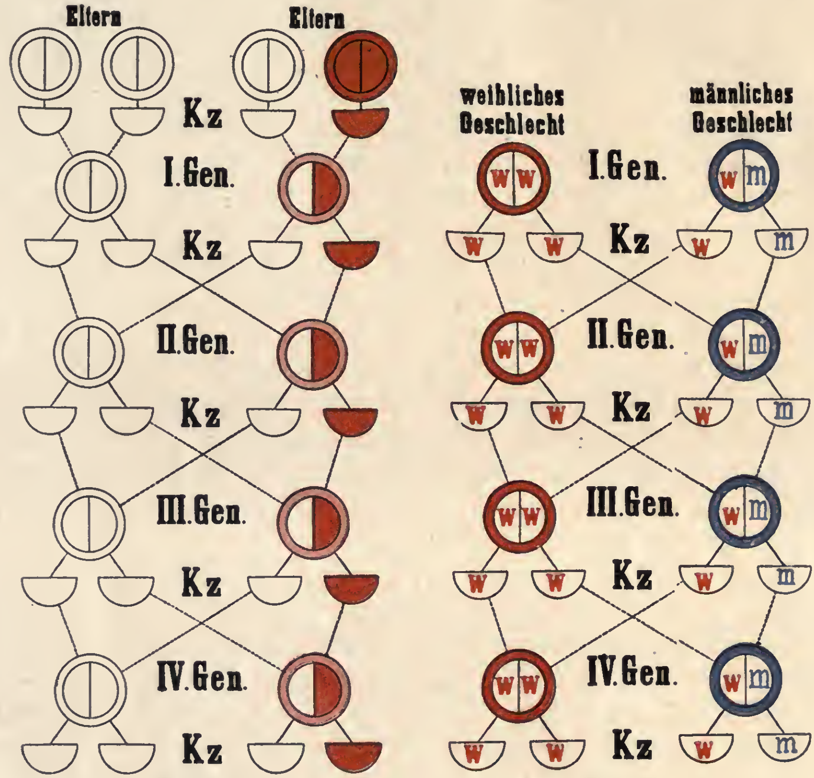


Fig. 15a

Schema der Rückkreuzung eines mendelnden Bastardes (zwischen einer rot und einer weiß blühenden Sippe) mit seinem rezessiven (weiß blühenden) Elter, vier Generationen

Jede Pflanze ist durch eine Scheibe repräsentiert, der Saum zeigt die Blütenfarbe an. Die eingeschlossenen Halbkreise stellen die Keimzellen dar, aus denen die Pflanze entstanden ist. Darunter, ebenfalls als Halbkreise, die bei der Spaltung entstehenden Keimzellen (*Kz*)
Nach Correns

Fig. 15b

Geschlechtsbestimmung nach dem Rückkreuzungsschema eines mendelnden Bastardes, vier Generationen

Jede Pflanze ist wieder durch einen Kreis repräsentiert. Die Farbe des Saumes zeigt das entfaltete Geschlecht an (blau = männlich, rot = weiblich). Die eingeschlossenen Halbkreise stellen die Keimzellen dar, aus denen die Pflanze entstanden ist, mit ihren Tendenzen (*m* = männlich, *w* = weiblich). Darunter, als Halbkreise, die bei der Spaltung entstehenden Keimzellen (*Kz*) mit ihrer Tendenz. Nach Correns

klar, daß theoretisch aber ebensogut das umgekehrte denkbar wäre, nämlich weibliche Heterozygotie ♀ = Ff (wobei F Weiblichkeit und f Männlichkeit bedeutet) und männliche Homozygotie ♂ = ff. Wir

werden sehen, daß tatsächlich in der Natur beides vorkommt: die zuerst analysierten Fälle gehören dem Typ mit männlicher Heterozygotie an, etwa gleichzeitig wurden aber auch solche mit weiblicher Heterozygotie entdeckt.

Die erste Analyse, die den experimentellen Beweis dafür erbrachte, daß die Geschlechtsvererbung als Mendelsche Rückkreuzung aufgefaßt werden könne, waren Correns Versuche mit zwei Arten der Zaunrübe, Bryonia.[1] Seine Resultate konnten erklärt werden durch die Annahme, daß das männliche Geschlecht heterozygot ist, also Mm, das weibliche aber homozygot, mm. Wir wollen aber von ihrer Schilderung im einzelnen absehen, da sie mit einer Reihe komplizierterer Fragen verknüpft sind und wir unsere Diskussion auch auf das Tierreich beschränken wollen. Die Analyse, die dann in Verbindung mit den cytologischen Entdeckungen zur Klärung des



Fig. 16. Abraxas grossulariata (links) und die Varietät lacticolor (rechts)
Nach Doncaster

Problems führte, wurde an den Fällen sogenannter geschlechtsbegrenzter Vererbung durchgeführt, deren klassisches Beispiel Doncasters Untersuchungen am Stachelbeerspanner, Abraxas grossulariata, sind.[2]

Von diesem Schmetterling gibt es eine selten auftretende helle Varietät lacticolor, die eine Art Albino darstellt und gewöhnlich nur im weiblichen Geschlecht gefunden wird (Fig. 16). Wurde nun lacticolor ♀ mit grossulariata ♂ gekreuzt, so waren alle Nachkommen in F_1 grossulariata, und zwar beider Geschlechter. Der Grossulariata-Faktor dominiert also über den Lacticolor-Faktor. F_2 gab dann beide Formen im Verhältnis von etwa 3 : 1, nämlich 18 grossulariata : 7 lacticolor. Während erstere aber beide Geschlechter enthielten, waren letztere bloß weiblich. Wurden aber die F_1 (heterozygoten) Grossulariata-Männchen mit Lacticolor-Weibchen rückgekreuzt, so gab

1) Correns, C., Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts. Berlin 1907.

2) Doncaster, L., and Rayner, Ch. H., On breeding experiments with Lepidoptera. Proc. Zool. Soc. London 1906.

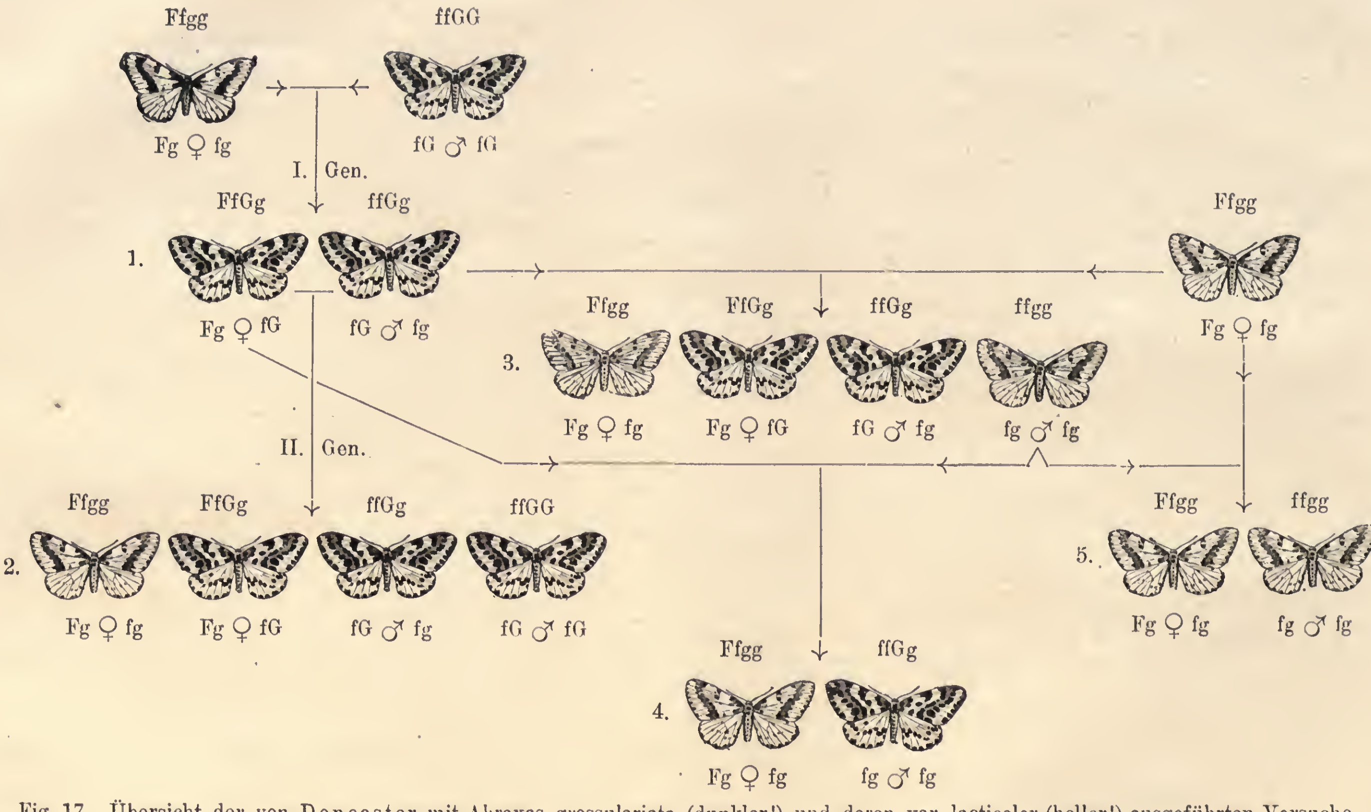


Fig. 17. Übersicht der von Doncaster mit Abraxas grossulariata (dunkler!) und deren var. lacticolor (heller!) ausgeführten Versuche
Über jedem Schmetterling steht seine Erbformel, unter ihm, rechts und links vom Geschlechtszeichen, die Formel seiner Keimzellen.
Linien verbinden die Eltern untereinander und mit den Nachkommen. Nach Correns

es, wie zu erwarten, zur Hälfte grossularиata, zur Hälfte lacticolor, diese waren aber in gleicher Zahl aus beiden Geschlechtern zusammengesetzt, nämlich 63 Gross. ♂, 62 Gross. ♀, 65 Lactic. ♂, 70 Lactic. ♀. In dieser Kreuzung entstanden also zum ersten Male Lacticolor ♂. Wurden diese nun mit heterozygoten grossulariata ♀ von F_1 gepaart, so war die Nachkommenschaft natürlich zur Hälfte grossulariata, nämlich 145 Stück, und zur Hälfte lacticolor, nämlich 130 Stück. Erstere waren aber ausschließlich ♂, letztere ausschließlich ♀. Wurden aber dieselben lacticolor ♂ mit wilden, aus der Natur stammenden, also, bei der Seltenheit von lacticolor, sicher reinen grossulariata ♀ gepaart, so war das Resultat das gleiche. Alle grossulariata (nämlich 19) waren ♂, alle lacticolor (nämlich 52) waren ♀.

Betrachtet man nun diese letztere Kreuzung zuerst, so ergibt sich daraus zunächst, daß die grossulariata der Natur in bezug auf den Lacticolor-Charakter heterozygot sein müssen, wobei der Grossulariata-Faktor G über den Lacticolor-Faktor g dominiert. Wie erklärt sich nun das Verhalten des Geschlechts? Bateson und Punnett zeigten, daß es ohne weiteres klar ist, wenn man annimmt, daß die Männlichkeit und Weiblichkeit mendelnde Eigenschaften sind und daß die Weibchen darin stets heterozygot, die Männchen homozygot sind, wobei Weiblichkeit dominiert. Wenn F (femina) Weiblichkeit, f keine Weiblichkeit, also Männlichkeit bedeutet, besitzen alle Weibchen Ff, alle Männchen ff. Wenn nun weiterhin angenommen wird, daß die beiden Dominanten sich abstoßen, also nie in die gleiche Gamete gelangen, dann ist das Resultat aller obigen Kreuzungen erklärt. Der letzte Fall, die Kreuzung wilder grossulariata ♀ mit lacticolor ♂, ebenso wie der identische mit F_1-grossulariata erklärt sich z. B. folgendermaßen: Die grossulariata ♀ heißen GgFf, die lacticolor ♂ ggff. Erstere bilden nun bei Repulsion der Dominanten nur Gameten Gf und gF, letztere nur gf, die Nachkommen sind also zur Hälfte Gfgf, zur Hälfte gFgf, also grossulariata ♂ und lacticolor ♀. Oder kreuzen wir die, natürlich im Faktor G heterozygoten, F_1 grossulariata ♀ und ♂, so heißt ersteres GgFf, letzteres Ggff. Die Gameten sind also bei ersterem Gf und gF, bei letzterem Gf und gf. Die Befruchtung ergibt somit in gleicher Zahl die Kombinationen

GfGf = Grossulariata ♂,
Gfgf = Grossulariata ♂,
gFGf = Grossulariata ♀,
gFgf = Lacticolor ♀.

Würde aber ein Lacticolor ♀ ggFf mit einem heterozygoten Grossulariata ♂ Ggff gepaart, so wären die Gameten gF, gf und Gf, gf. Es entständen also in gleicher Zahl

gFGf = Grossulariata ♀,
gFgf = Lacticolor ♀,
gfGf = Grossulariata ♂,
gfgf = Lacticolor ♂.

Diese Versuche beweisen also die Annahme, daß die Geschlechtsvererbung einer Mendelschen Rückkreuzung, in diesem Fall mit Heterozygotie des weiblichen Geschlechts, entspricht, dadurch, daß ein zweites Faktorenpaar verfolgt wird, dessen Schicksal auf das engste mit dem der Geschlechtsfaktoren verkuppelt ist. Seitdem sind zahllose Fälle geschlechtsbegrenzter oder -gekoppelter Vererbung bekannt geworden, die alle zu dem gleichen Schluß geführt haben, der heute als unerschütterlich feststehend erachtet werden kann: die normale Verteilung der Geschlechter wird durch einen Erbmechanismus von der Art einer Mendelschen Rückkreuzung geregelt. Ein Geschlecht ist heterozygot in bezug auf einen Geschlechtsfaktor, bildet also zweierlei Keimzellen, ist heterogametisch, das andere ist homozygot, bildet also nur einerlei Gameten, ist homogametisch. Was diese Geschlechtsfaktoren sind, und wie sie das Geschlecht bestimmen, geht uns hier nichts an, wo wir uns ausschließlich mit dem Mechanismus der Vererbung, nicht dem, was übertragen wird, beschäftigen. Ehe wir aber weitere solche Fälle betrachten, müssen wir uns einem anderen Tatsachengebiet zuwenden, das sich mit den Vererbungsexperimenten in die definitive Lösung des Problems teilt. Es ist die Zytologie der Geschlechtszellen.

c) Die zelluläre Seite des Geschlechtsproblems

Der Mendelsche Erbmechanismus arbeitet mit Vorgängen in den Geschlechtszellen, ohne bestimmte Ideen zu erfordern, wo und wie in ihnen die Verteilung der Faktoren erfolgt. Es wäre Mendel auch gar nicht möglich gewesen, irgendwelche Ideen aufzustellen, da zu seiner Zeit noch nicht einmal die Grundlagen gelegt waren, auf denen er hätte bauen können. Erst in den Dekaden nach 1875 wurde die feinere Geschichte der Geschlechtszellen enthüllt. Als dann im Jahre 1900 Mendels Gesetze der Vergessenheit entrissen wurden, dauerte es auch nicht lange, bis die entscheidenden Schritte

getan wurden, sie mit der inzwischen bekannt gewordenen Geschichte der Geschlechtszellen in Beziehung zu setzen. Und dabei fand denn auch der Mechanismus der Geschlechtsverteilung seine zelluläre Aufhellung. Ihn zu verstehen, ist natürlich die Kenntnis der Hauptzüge der Lebensgeschichte der Geschlechtszellen notwendig, oder richtiger gesagt, ihres interessantesten Bestandteiles, der Chromosomen, die wiederum für den Nichtbiologen kurz rekapituliert sei.[1]

1. Die Chromosomen in Reifung und Befruchtung und als Träger der Mendelschen Faktoren

Was dem Forscher, der die Lebenserscheinungen der Zelle studiert, immer wieder als das Merkwürdigste entgegentritt, ist die Fähigkeit der Zelle, sich durch Teilung zu vermehren und diese Teilung auf eine höchst eigentümliche Art durchzuführen. Die Teilung besteht darin, daß die beiden Hauptbestandteile der Zelle, der Zelleib oder das Protoplasma und der Zellkern halbiert werden und so zwei Tochterzellen entstehen, die außer in der zunächst geringeren Größe genau der Mutterzelle gleichen. Nun verläuft aber in der überwältigenden Mehrzahl der tierischen und pflanzlichen Zellen der Teilungsprozeß nicht als eine einfache Halbierung, sondern in der komplizierten Weise, die Fig. 18 darstellt, dem Vorgang der Karyokinese. Die Teilung wird dadurch eingeleitet, daß neben dem Kern sich im Umkreis eines Körperchens, des Zentrosoms, eine Strahlenfigur bildet, die durch die Teilung des Zentrosoms sich bald verdoppelt und in ihren beiden Hälften auseinanderweichend zwei gegenüberliegende Pole der Zelle einnimmt. Inzwischen haben im Innern des Kerns komplizierte Umlagerungen seiner wichtigsten Substanz stattgefunden, die man wegen ihrer Neigung, gewisse Farbstoffe festzuhalten, Chromatin nennt, und die damit enden, daß sich eine bestimmte Anzahl, sagen wir vier, festere Schleifen ausbilden, die vielgenannten Chromosomen. Nun löst sich der Kern auf, und die Chromosomen ordnen sich in einer Reihe im Äquator der zweipoligen Strahlenfigur an. Dann wird ein jedes Chromosom der Länge nach gespalten, so daß jetzt zwei Spalthälften einander gegenüberliegen; und diese beginnen sich zu trennen und nach den beiden Zellpolen auseinander zu wandern, bis sie nahe bei den Zentrosomen angelangt sind. Jetzt aber verläuft der ganze Prozeß wieder rückwärts, die Chromosomen verlieren ihre individuelle Abgrenzung, es bildet sich aus ihnen ein neuer Kern, die Strahlung erlischt und es sind zwei Zellen von gleicher Art wie die Ausgangszellen gebildet.

Im Vordergrund dieses Prozesses stehen nun sichtlich die Chromosomen und auf sie konzentriert sich denn das Interesse der Zellforschung seit ihrer Entdeckung in immer steigendem Maße. Denn ihr Verhalten bei der Befruchtung führte zu der Überzeugung, daß sie die Träger von Substanzen sind, die auf das engste mit den Vererbungsprozessen verbunden sein müssen. Und um es gleich vorauszunehmen, so können wir heute mit Sicherheit sagen, daß sie die Träger der Mendelschen Faktoren sind. Die Umrisse der Grundtatsachen, die zu diesem Schlusse führten, sind aber die folgenden:

---

1) In engem Anschluß an unsere „Einführung in die Vererbungswissenschaft“.

Bei der Befruchtung dringt eine männliche Samenzelle in die weibliche Eizelle ein. Beide Zellen, die sogenannten Gameten, bestehen trotz verschiedener

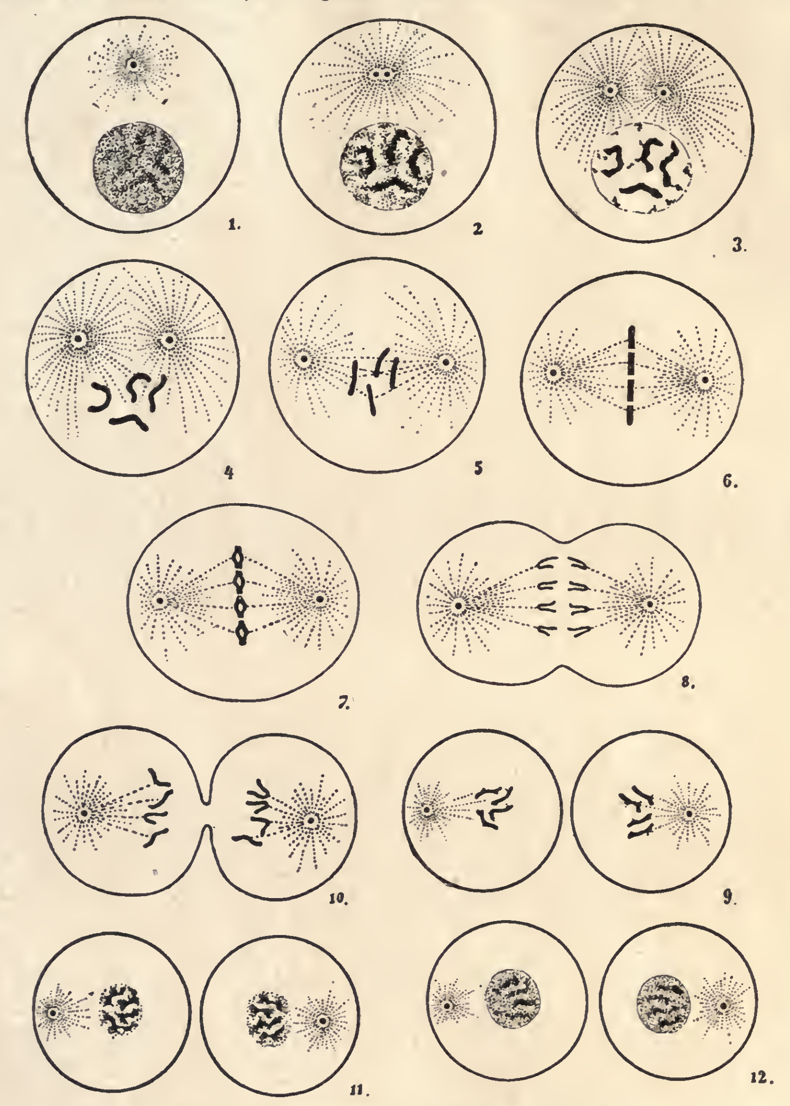


Fig. 18. Schema der mitotischen Zellteilung

1—3. Bildung des Chromosomen im Kern, 4. Auflösung des Kerns, 5, 6. Bildung der Äquatorialplatte, 7, 8, 10. Auseinanderweichen der Tochterplatten, 9, 11, 12. Rekonstruktion der Tochterkerne. Aus Goldschmidt

äußeren Form aus den typischen Bestandteilen der Zelle, Kern und Protoplasma. Nun zeigen viele Samenzellen die Form eines langen Fadens, dessen besonders gestaltetes Vorderende, der Kopf, den Kern darstellt, wie seine Entstehung lehrt,

das übrige aber, Mittelstück und Schwanz, dem Protoplasma entspricht. In vielen Fällen wird nun beobachtet, daß bei der Befruchtung nur der Kopf in die Eizelle dringt (und ganz entsprechend bei den höheren Pflanzen nur der Kern des Pollenschlauchs), der Schwanz aber abgeworfen wird. Innerhalb des Eiprotoplasmas nimmt dann der Kopf die Gestalt eines gewöhnlichen Kerns an und verschmilzt mit dem Kern der Eizelle. Da bei der Befruchtung die Eigenschaften beider Eltern auf die Nachkommen übertragen werden, so müssen diese Eigenschaften in irgendeiner Weise in den Kernen der Gameten enthalten sein.

Im Kern dürfen wir also mit Recht die Träger der Vererbung suchen. Wo sie dort liegen, zeigt ein weiter eindringendes Studium der Befruchtung. Wir sagten, daß bei ihr die Kerne der Gameten verschmelzen. Oft ist dies aber nicht ganz wörtlich zu nehmen, vielmehr bleiben die Kerne zunächst nebeneinander liegen. Die weitere Entwicklung zum Organismus, die nach der Befruchtung einsetzt, besteht nun in einer unübersehbaren Folge von Zellteilungen, deren erste bald nach der Befruchtung eintritt. Da kann es dann sein, daß die Zellteilungsfigur sich bildet, ohne daß die beiden Kerne miteinander verschmolzen sind, und da tritt das gleiche ein, wie bei jeder anderen Zellteilung, die Chromosomen bilden sich aus. Aber nun bilden sie sich in jedem Kern getrennt aus, in dem nebenstehend abgebildeten Beispiel (Fig. 19) je zwei in jedem Kern. Die fertige Zellteilungsfigur enthält also eine Anzahl, hier vier Chromosomen, von denen die Hälfte von der Eizelle, die Hälfte von der Samenzelle stammt. Bei der nun folgenden Teilung werden alle der Länge nach gespalten und auf die Tochterzellen verteilt. Es erhält somit jede Tochterzelle zur Hälfte väterliche und zur anderen Hälfte mütterliche Chromosomen und ebenso geht es bei jeder weiteren Zellteilung. Nun werden bei der Befruchtung die Eigenschaften beider Eltern auf die Nachkommen vererbt. Das, was die Zellen der Nachkommen in gleicher Weise von beiden Eltern besitzen, sind aber nur die Chromosomen, und somit müssen wir schließen, daß auch in den Chromosomen die betreffenden Eigenschaften lokalisiert sind.

Wir haben nun bisher keinen besonderen Wert auf die Zahl der Chromosomen gelegt. Und doch ist diese nicht etwa gleichgültig. Es zeigt sich vielmehr, daß sie bei allen Tier- und Pflanzenarten eine typische, konstante ist. Ein Pferdespulwurm zeigt in seinen sich teilenden Zellen 4, ein Mensch in allen Zellen, welche es auch seien, 24, eine Tomate auch 24, ein Nachtschatten aber 72, und so fort. Kurzum, jede Art von Lebewesen besitzt eine für sie charakteristische Chromosomenzahl in den Kernen ihrer Zellen. Nun haben wir gehört, daß bei der Befruchtung zwei solche Kerne sich miteinander vereinigen. Hätten sie auch die typische Zahl, so wäre nach der Befruchtung in der Zelle die doppelte Anzahl vorhanden. Alle Zellen der Nachkommenschaft, also auch ihre Geschlechtszellen, bergen jetzt die doppelte Chromosomenzahl, und wenn sie sich wieder bei der Befruchtung vereinigen, so bekäme die Enkelgeneration bereits die vierfache Zahl, und so fort. Soll das nicht eintreten, und tatsächlich ist ja die Chromosomenzahl eine konstante, so kann es nur auf einem Wege erreicht werden; es muß eine Einrichtung bestehen, die bewirkt, daß in den Geschlechtszellen vor ihrer Vereinigung die Chromosomenzahl auf die Hälfte herabgesetzt wird. Nur so kann nach der Befruchtung immer noch die Normalzahl gewahrt bleiben. Tatsächlich findet sich eine solche Einrichtung, bestehend in einer besonderen Teilung, die eine jede Geschlechtszelle durchmachen muß, bevor sie befruchtungsfähig

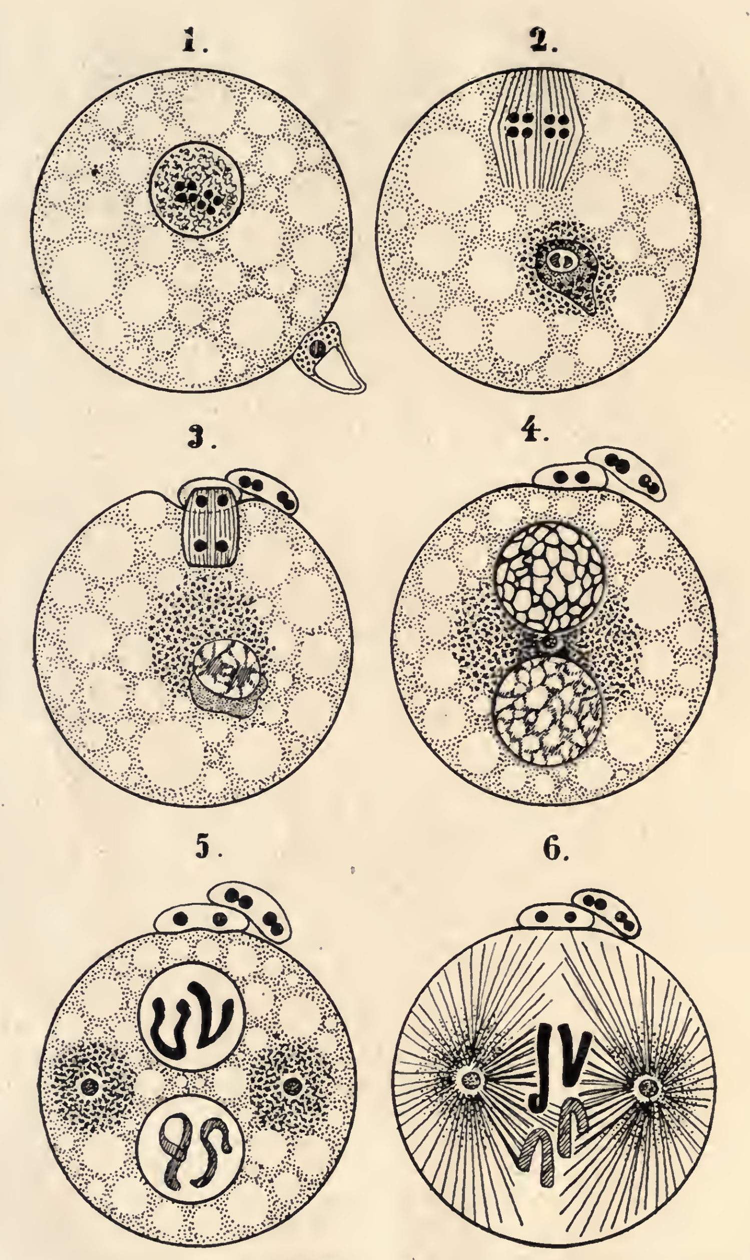


Fig. 19. Die Befruchtung des Ascariseies. Die mütterlichen Kerne und Chromosomen schwarz, die väterlichen schraffiert

1 Eindringen des Spermatozoons, 2 die erste Reifeteilung des Eikerns, 3 die zweite Reifeteilung, 4 männlicher und weiblicher Vorkern, 5 Ausbildung der beiden Chromosomen in jedem Kern, 6 Verteilung der Chromosomen in der ersten Furchungsteilung. Aus Goldschmidt

wird, der Reduktionsteilung, deren besonderer Mechanismus so verläuft, daß durch sie die Hälfte der Chromosomen aus der Zelle entfernt wird. Eine jede befruchtungsfähige Geschlechtszelle enthält also nur die Hälfte der normalen Chromosomenzahl.



Fig. 20. Die synaptischen Phänomene in der Ovogenese von Dendrocoelum
a, *b* Ausbildung der Chromosomen, *c* Anordnung zur Parallelkonjugation, *d*, *e* die Konjugation, *f*, *g* Sichtbarwerden der bivalenten Chromosomen. Nach Gelei

Nun fragt es sich, ob nicht bei der Entfernung der halben Chromosomenzahl die Erbmasse eine Beeinträchtigung erfährt. Wir hörten, daß eine jede befruchtungsbedürftige Geschlechtszelle, Ei oder Samenzelle tierischer oder pflanzlicher Natur (im Pflanzenreich sind vielfach die hier behandelten Prozesse durch den eigenartigen Generationswechsel nicht direkt mit der Geschlechtszellenbildung

verknüpft, was aber keine prinzipielle Änderung bedingt), bevor sie befruchtungsfähig wird, eine zweimalige Teilung erfährt. Diese Reifeteilungen sind es, die auf das engste mit der Halbierung der Chromosomenzahl zusammenhängen, und auf sie muß sich daher die Aufmerksamkeit konzentrieren, wenn obige Frage beantwortet werden soll. Nun zeigt es sich, daß aber bereits im Beginn dieser Teilungen in der mitotischen Figur nur die Hälfte der der Art zukommenden Chromatinelemente sichtbar war: die Elemente unterschieden sich allerdings deutlich von gewöhnlichen Chromosomen durch den Aufbau aus mehreren Teilstücken. Man nennt sie wegen einer besonders typisch auftretenden Viertelteilung Tetraden. Ihre Entstehnng muß somit zuerst klar sein, ehe ihre Verteilung bei den Reifeteilungen verstanden werden kann. Wurde nun das Verhalten der Chromosomen in den Geschlechtszellen soweit zurückverfolgt, bis man an dem Punkt ankam, an dem sie soeben aus der letzten Teilung der Urgeschlechtszellen hervorgegangen waren — es folgt also bis zur Reifeteilung keine weitere Teilung mehr, der Zwischenraum der Entwicklung wird vielmehr durch das Wachstumstadium der Geschlechtszellen ausgefüllt —, so fand man stets, daß im Kern eine Reihe von absonderlichen Veränderungen des Chromatins vorgingen. Sie beginnen mit einer dichten Aufwicklung des Chromatinfadens, die man Synapsis nennt, auf die Um-

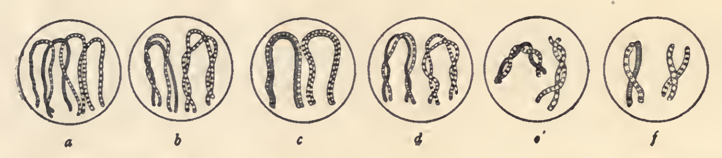


Fig. 21. Schematische Darstellung der Parallelkonjugation der Chromosomen
Nach Grégoire aus Goldschmidt

wandlungen folgen, die besonders markant im Bouquetstadium erscheinen, in dem die einzelnen Schleifen, in die sich nach der Synapsis der Faden auflöst, zu einem Kernpol orientiert erscheinen. Und als Schluß der synaptischen Phänomene, wie man auch die ganze Periode nennt, aus der sich einige Stadien in Fig. 20 reproduziert finden, erscheint dann zum ersten Male im Kern die halbe, reduzierte Zahl der Chromosomen in Tetradenform. Kein Zweifel, daß hier während der Synapsis die Halbierung der Chromosomenzahl zur Halbzahl von Tetraden stattfinden muß.

Über die Art, wie dies geschieht, gehen die Meinungen auseinander. Wenn wir uns der einfachsten Auffassung anschließen — in diesen nur einleitenden Auseinandersetzungen können wir ja darauf verzichten, strittige Punkte zu erörtern[1] —, so ereignet sich der Vorgang der Tetradenbildung, die Pseudoreduktion, in der Tat, wie vorstehendes Schema (Fig. 21) wiedergibt. Es sind vier verschiedene Chromosomenschleifen angenommen, die durch verschiedene Schraffierung unterschieden sind. Diese legen sich, wie *b* zeigt, paarweise parallel aneinander, kon-

1) Die gesamte zoologische und botanische Literatur über die Reifeteilungen und die synaptischen Phänomene findet sich diskutiert bei Grégoire, V., Les cinèses de maturation dans les deux règnes. La Cellule v. 26. 1910. Später erschienene Literatur bei Haecker, V., Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl. 1912. Ferner: Vejdovsky, F., Zum Problem der Vererbungsträger. K. Böhm. Ges. Wiss. Prag 1911/12.

jugieren, so daß dann die im Bouquetstadium vorhandenen doppelten Chromosomenschleifen aus zwei eng miteinander verbundenen Einzelchromosomen bestehen, wie Fig. *e* zeigt. Die weitere Umwandlung *d—f* besteht nur in charakteristischen Verkürzungen, die schließlich zu den verschiedenartig gestalteten Tetraden der Reifeteilung führen. Die Pseudoreduktion während der Synapsis besteht also darin, daß sich je zwei Chromosomen vereinigen. Jede Tetrade, die in die Reifeteilung eintritt, besteht, welches auch ihre Form sei, aus zwei ganzen, vereinigten Chromosomen. Es sind also im Beginn der Reifeteilung noch alle Chromosomen in den Geschlechtszellen vorhanden, aber sie sind paarweise zur halben Zahl von Chromatinelementen, den Tetraden, vereinigt. Und jetzt sind wir vorbereitet zu erfahren, was in den Reifeteilungen geschieht: Das Wesen der Reifeteilungen besteht darin, daß in einer von beiden die paarweise miteinander vereinigten Chromosomen voneinander getrennt werden, so daß jetzt jede Tochterzelle nicht nur die halbe Zahl von Chromatinelementen, sondern auch die halbe Zahl der vorhandenen Chromosomen besitzt.

Fig. 22 *A—E* und 23 *A—C* gibt den Verlauf der zwei Reifeteilungen in einem Schema wieder, das sich ebensogut auf tierische Samenzellen als auch pflanzliche Pollenkörner beziehen kann. Bei den Eizellen ist die Reifung im Prinzip ebenso, und nur im einzelnen insofern verschieden, als von den vier entstehenden Zellen drei winzig klein sind und als sogenannte Richtungskörper nicht mehr befruchtungsfähig sind. Es ist im nebenstehenden Schema angenommen, daß die Normalzahl der Chromosomen sechs beträgt. In der reifefähigen Geschlechtszelle finden sich somit drei Chromatinelemente, von denen jedes aus zwei Chromosomen, einem schwarzen und einem punktierten zusammengesetzt ist. Es ist hier nun angenommen, daß die erste der beiden Reifeteilungen diejenige ist, in der die ganzen Chromosomen voneinander entfernt werden, die Reduktionsteilung. In *B* sieht man die Chromatinelemente in der Äquatorialplatte der (nur angedeuteten) Teilungsfigur. In *C* weichen aber zu jedem Teilungspol entweder schwarze oder punktierte Chromosomen. Daß hier nun ein jedes bereits wieder doppelt erscheint, ist eine unwesentliche Besonderheit (die Teilung der Chromosomen für die zweite Reifeteilung wird so früh schon angedeutet, in vielen Fällen geschieht das sogar schon auf dem Stadium *A*). Die beiden aus der ersten Reifeteilung hervorgegangenen Zellen haben somit jede (*D*) die Hälfte der (längsgespalten erscheinenden) Chromosomen, jede drei von den sechs Chromosomen, die den Zellen sonst typisch zukämen. Fig. 23 *A*, *B*, *C* zeigt dann den Verlauf der zweiten Reifeteilung. Sie geht wie eine gewöhnliche Zellteilung vor sich, bei der die einzelnen Chromosomen der Länge nach halbiert werden, was ja schon vorher in der Verdoppelung in Fig. 22 *C* angedeutet war. Diese sogenannte Äquationsteilung, deren Bedeutung übrigens bei dieser Darstellungsweise gänzlich unklar ist, hat für die weitere Betrachtung keine Bedeutung. Das gesamte Interesse konzentriert sich auf die Reduktionsteilung, bei der die ganzen Chromosomen auf zwei Zellen verteilt werden.

Im Schema ist es nun so dargestellt worden, daß die eine Zelle alle schwarzen, die andere alle punktierten Chromosomen erhielt. Aber das führt zu der Frage, ob es denn gleichgültig ist, in welcher Weise die Verteilung erfolgt. Die Antwort können wir bereits auf Grund dessen geben, was wir oben erfuhren. Wir wissen, daß die Samenzelle mit ihrer Chromosomenhälfte die gleichen Eigenschaften zu übertragen imstande ist, wie die Eizelle mit der ihrigen. Denn bei der Bastar-

dierung ist es meist gänzlich gleichgültig, welche von den Elternformen der Vater resp. die Mutter ist. Aber auch jede reife Geschlechtszelle muß allein in ihrer Chromosomenhälfte sämtliche Eigenschaften vertreten besitzen. Denn aus einem Seeigelei entsteht bei der künstlichen Parthenogenese der gleiche Seeigel wie aus dem befruchteten Ei, und ein kernloses Seeigelfragment, das befruchtet wird, also nur den Samenkern enthält (sozusagen männliche Parthenogenese), gibt ebenfalls

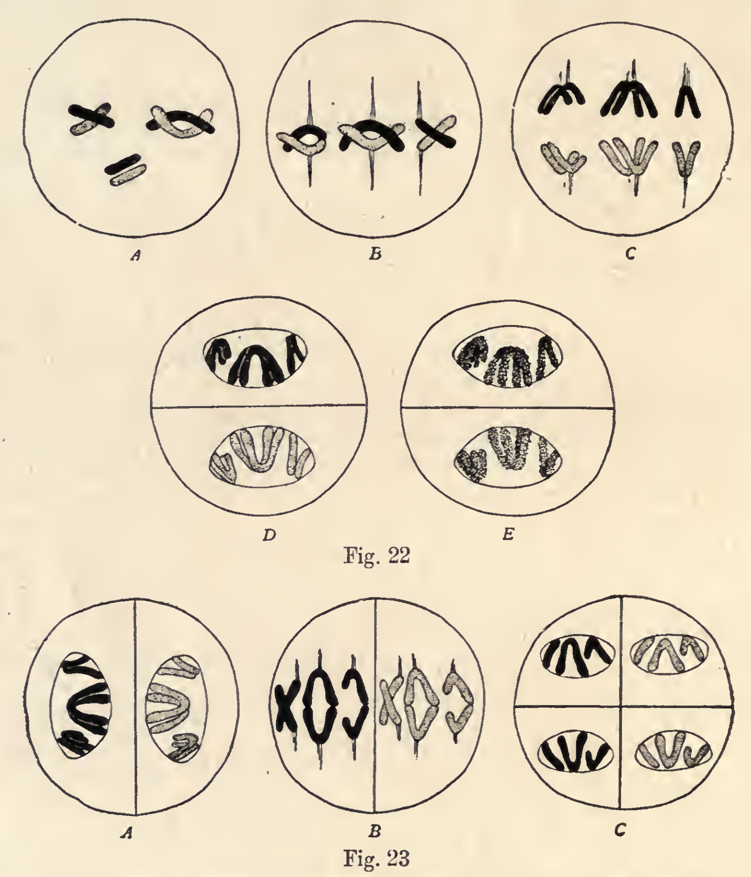


Fig. 22

A B C

Fig. 23

Fig. 22, 23. 8 aufeinanderfolgende Stadien der beiden Reifeteilungen
Normalzahl 6 Chromosomen, von denen 3 schwarz und 3 punktiert gezeichnet sind.
Weiteres im Text. Nach Grégoire aus Goldschmidt

eine richtige Seeigellarve, obwohl in beiden Fällen die Larve nur die halbe, also reduzierte Chromosomenzahl besitzt. Es muß also der reife Ei- wie Samenkern sämtliche Chromosomenarten, eine ganze „Chromosomengarnitur“ (Heider) besitzen. Das befruchtete Ei muß somit jede Chromosomenart zweimal enthalten, nämlich einmal mütterlicher, einmal väterlicher Herkunft. Wenn sich also die Geschlechtszellen der kommenden Generation bilden, müssen sie ebenfalls zur Hälfte väterliche, zur Hälfte mütterliche Chromosomen enthalten, die ihnen im Lauf der

Zellgenerationen vom Ei her durch die ganze Entwicklung hindurch — die Keimbahn — überliefert wurden. In der Synapsis vereinigen sich aber die Chromosomen paarweise; in der Reduktionsteilung werden die Paare auf zwei Zellen verteilt, jede der Zellen besitzt wieder alle Chromosomenarten, die vor der Reifung doppelt vorhanden waren. Von diesen stammte die Hälfte von dem Vater, die Hälfte von der Mutter: Folglich können die beiden Chromosomen, die sich in der Synapsis vereinigten, nur je ein väterliches und je ein mütterliches Chromosom der gleichen Qualität gewesen sein.

Nun gibt es Objekte, bei denen die Verschiedenheit der Chromosomen nicht nur in mühsamem Experiment erschlossen werden kann, wo sie vielmehr dem Auge sichtbar ist. Nachstehende Fig. 24 gibt den Chromosomenbestand einer Wanze wieder, der deutlich die verschiedene Größe und Form der einzelnen Chromosomen zeigt, und die Photographie Fig. 25 zeigt von einem anderen Objekt, daß derartige Zeichnungen wirklich naturgetreu sind. Und in solchen Fällen wurde nun des

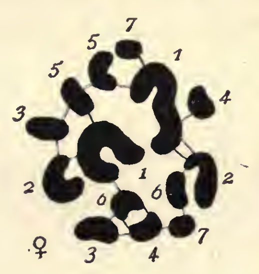
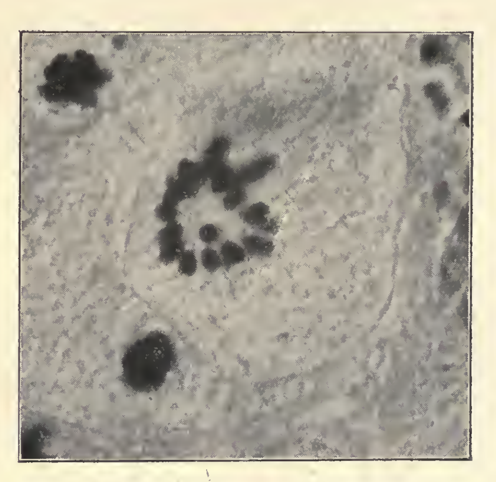


Fig. 24. Chromosomenbestand einer Wanze
Jede Sorte ist zweimal vertreten. Nach Wilson


Fig. 25. Photogramm des Chromosomenbestandes einer Heuschrecke

öfteren festgestellt, daß jede Größenart von Chromosomen zweimal vorhanden ist. In der Abbildung sind sie durch gleiche Nummern gekennzeichnet. Nach der Pseudoreduktion in der Synapsis sind aber, wie wir wissen, die Chromosomen paarweise zu Doppelelementen vereinigt, die nun wieder alle jene Chromosomengrößen aufweisen. Es haben sich somit je zwei gleichartige Chromosomen vereinigt. Nach dem vorhin Angeführten können dies aber nur je ein vom Vater und der Mutter stammendes gewesen sein. Da nun in der Reduktionsteilung die Chromosomenpaare voneinander getrennt werden, so ist auch damit gesagt, daß diese Teilung väterliche und mütterliche Chromosomen trennt; der ganze Prozeß ist nochmals schematisch in umstehender Fig. 26 erläutert, in der väterliche und mütterliche Elemente schwarz resp. weiß gezeichnet sind.

Wir erinnern uns nun, daß die Haupttatsachen der Mendelschen Gesetze durch Verteilungsvorgänge bei der Gametenbildung erklärt wurden. Nun haben wir einen Mechanismus kennen gelernt, der für eine bestimmte Verteilung der Chromosomen bei der Gametenbildung sorgt. Und so wird es uns nicht erstaunen, zu

erfahren, daß sich Koinzidenz beider Mechanismen nachweisen ließ, wie es Sutton[1] zuerst durchführte.

Angenommen die Chromosomen sind die Träger der mendelnden Eigenschaften, und angenommen ein Chromosom bedinge eine Eigenschaft, dann können wir uns in folgender Weise ableiten, was mit den betreffenden Chromosomen bei einer Bastardierung geschieht. Angenommen die Normalzahl bei den Bastardeltern sei

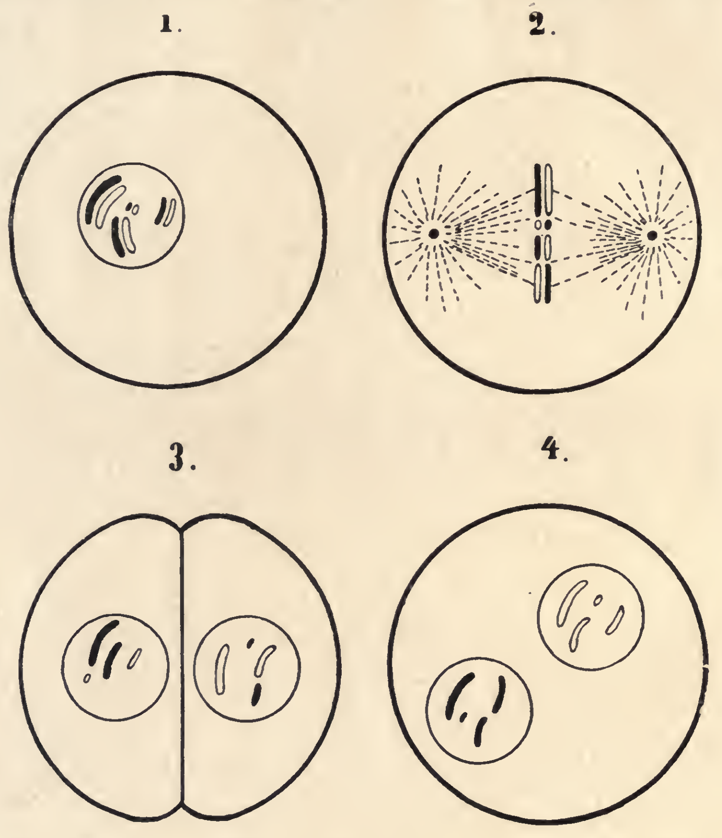


Fig. 26. Schematische Darstellung des Verhaltens väterlicher und mütterlicher Chromosomen bei der Reifeteilung

4. Die befruchtete Eizelle: Im Eikern die mütterlichen Chromosomen von vier verschiedenen Größen (weiß), im Samenkern die entsprechenden väterlichen (schwarz). 1. Die Konjugation der Chromosomen in der Synapsis. 2. Die Reifespindel. 3. Die reifen Geschlechtszellen. Aus Goldschmidt

acht Chromosome, so haben ihre Geschlechtszellen als reduzierte Zahl 4. Nehmen wir nun an, von diesen vieren bedinge eines bei der Bastardmutter ein schwarzes Fell. Wir können dann die drei Chromosomen der reifen Eizelle, die zu den anderen Eigenschaften des Tieres gehören, punktiert wiedergeben und das Schwarzfellchromosom schwarz. Der Bastardvater unterscheide sich von der Mutter durch

1) Sutton, W. S., The chromosomes in heredity. Biol. Bull. 8. 1903.

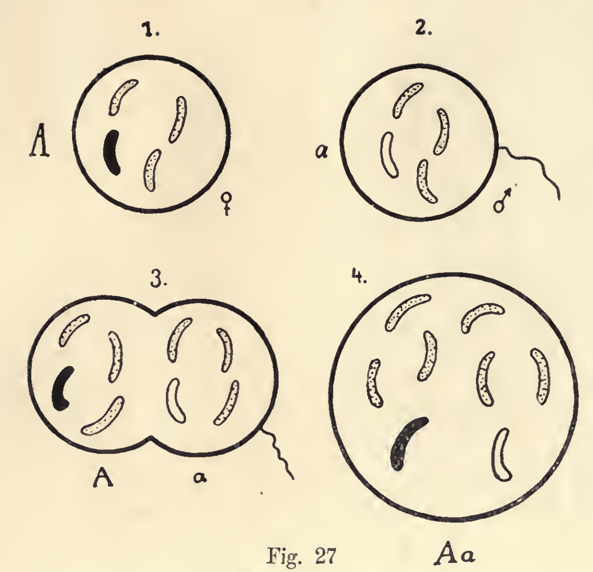


Fig. 27 *Aa*

1. Eizelle des Bastardelters A. 2. Samenzelle des Bastardelters a. 3. Die Befruchtung. 4. Chromosomenbestand des Bastardes Aa. Aus Goldschmidt

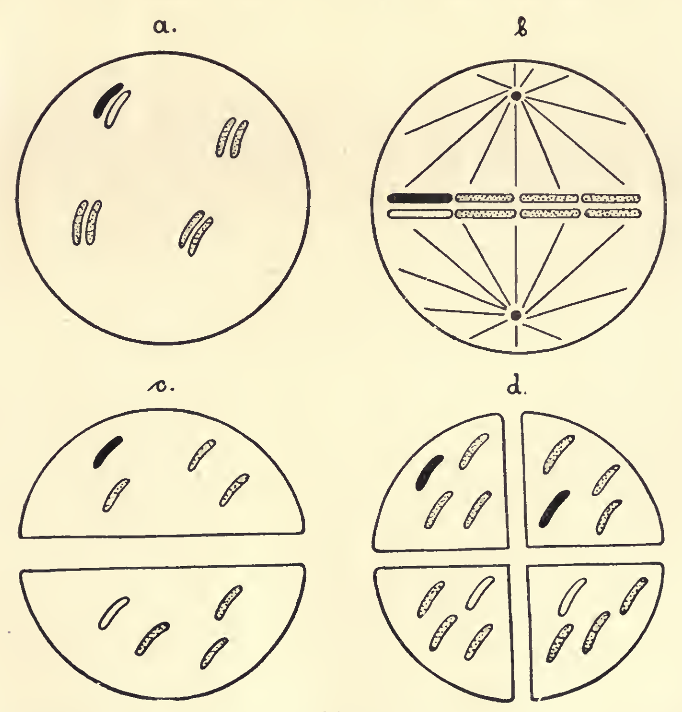


Fig. 28. Reifung der Geschlechtszellen des Bastardes Aa

a Das Synapsisstadium. *b* Die Reifungsspindel. *c* Die beiden reduzierten Geschlechtszellen nach der 1. und *d* die 4 Zellen nach der 2. Reifeteilung. Aus Goldschmidt

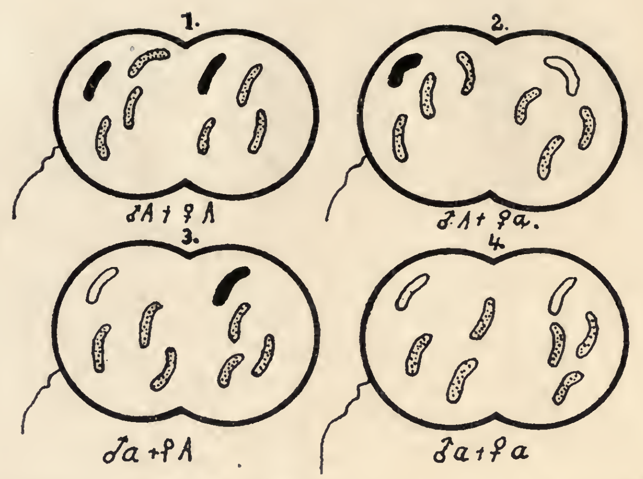


Fig. 29. Schema der vier Möglichkeiten der Befruchtung aus den Geschlechtszellen des Bastards Aa

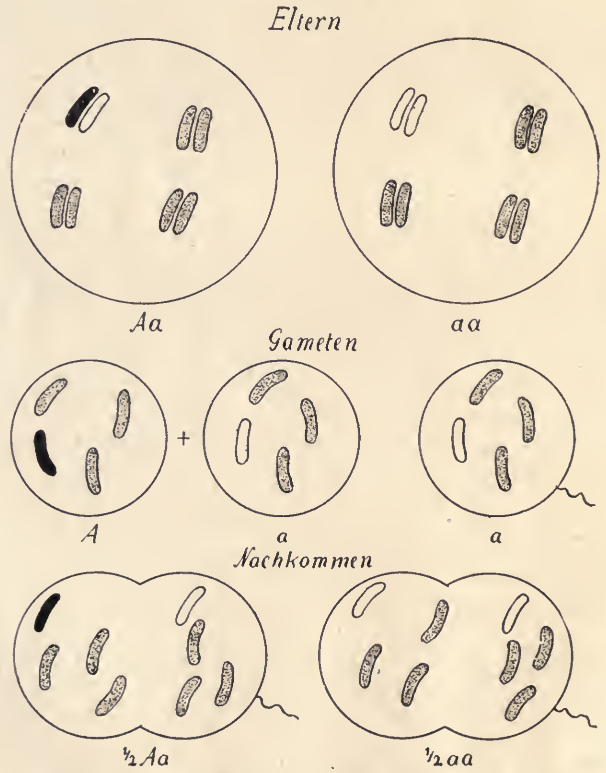


Fig. 30. Verhalten der Chromosomen bei der Rückkreuzung eines Bastards mit einem der Eltern

ein weißes Fell und habe dementsprechend außer den drei punktierten ein weißes Chromosom. Die Geschlechtszellen der Elterngeneration sehen dann so aus, wie es Fig. 27, 1, 2 zeigt. 3 gibt deren Vereinigung bei der Befruchtung wieder und 4 zeigt den Chromosomenbestand des Bastards in F. Fig. 28 stellt nun dar, wie in diesem Bastard die Reifung der Geschlechtszellen verlaufen muß. In der Synapsis vereinigen sich die homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen paarweise. Es kommen somit drei punktierte Paare zusammen und natürlich auch das schwarze Fellfarbechromosom mit dem weißen Vertreter der entsprechenden Eigenschaften (a). So treten nun die Chromosomenpaare in die Reduktionsteilung ein (b) und werden dort auseinandergeteilt, so daß jede Tochterzelle drei punktierte Chromosomen erhält, die eine aber dazu ein schwarzes, die andere ein weißes (a). Da aber die zweite Reifeteilung, die eine gewöhnliche Zellteilung darstellt, an dieser Verteilung nichts mehr ändert, so ist das Endresultat, daß zwei Sorten von Geschlechtszellen entstehen: eine, die in bezug auf die Fellfarbe nur das schwarze Chromosom, eine, die nur das weiße Chromosom enthält, d. h. mit anderen Worten nichts anderes als in bezug auf jene Eigenschaften reine Gameten (d). Es werden also von beiden Geschlechtern in F_1 die zwei Sorten von Gameten gebildet. Bei der Befruchtung zwischen zwei solchen Bastardindividuen können sich somit die Geschlechtszellen auf vier Arten zusammenfinden, wie es Fig. 29 zeigt. Entweder kommen zwei Gameten mit schwarzen Chromosomen zusammen, oder die Samenzelle hat das schwarze, die Eizelle das weiße Chromosom, oder das Umgekehrte ist der Fall, oder endlich beide kopulierenden Gameten haben das weiße. Nennen wir das schwarze Chromosom aber A, das weiße a, so haben wir hier ganz klar das Mendelsche Spaltungsverhältnis für $F_2 = AA : Aa : aa$. Da wir nun gesehen haben, daß die Geschlechtsvererbung als eine Mendelsche Rückkreuzung aufgefaßt werden kann, so sei eine solche, in gleicher Weise auf die Chromosomen übertragen, in Fig. 30 schematisch dargestellt. Nach dem vorgehenden erklärt sie sich von selbst.

Der Inhalt dieses Abschnittes zeigt also, daß die Tatsachen der Chromosomenlehre uns mit einem sichtbaren Mechanismus bekannt machen, der die Mendelsche Vererbung bedingen kann, falls es sich nachweisen läßt, daß die Chromosomen wirklich die Träger mendelnder Faktoren sind. Solcher Beweise gibt es heute eine Fülle, an ihrer Spitze Morgans und seiner Mitarbeiter wundervolle Analyse der Vererbung bei der Taufliege Drosophila.[1] Einige der wichtigsten Beweise kommen aber von den Tatsachen der Geschlechtsvererbung, wie wir weiterhin sehen werden.

2. Die Geschlechtschromosomen[2]

Nun können wir wieder zum Geschlechtsproblem zurückkehren, um zu sehen, in welcher Weise hier die Chromosomenlehre klärend einzugreifen imstande war.

1) Morgan, Th. H., Sturtevant, A. H., Muller, H. J., Bridges, C. B. The Mechanism of Mendelian Heredity. New York 1916.

2) Zusammenfassende Darstellung und Literatur siehe: Schleip, W., Ge-

Die Verbindung zwischen Zellenlehre und Geschlechtsbestimmung wird durch die bedeutungsvollen Entdeckungen über das akzessorische Chromosom oder X-Chromosom hergestellt. Die ersten entscheidenden Beobachtungen auf diesem Gebiet hatte Henking gemacht, ihre Bedeutung für unser Problem wurde aber erst von Mc. Clung richtig erkannt. Aber auch seine Interpretation mußte noch in einem wichtigen Punkt korrigiert werden und es ist das Verdienst von Miss Stevens und vor allen Dingen E. B. Wilson, dies getan zu haben. Nach allem, was wir jetzt über die Chromosomen und ihre Geschichte gehört haben, ist es selbstverständlich, daß sie stets nur in gerader Zahl gefunden werden, denn die Halbierung der Zahl in der Reduktionsteilung, wie die paarweise Vereinigung in der Synapsis erfordert ja eine gerade Zahl. Die Tatsachen, die wir jetzt kennen lernen wollen, fußen aber alle auf dem zunächst höchst erstaunlichen Befund, daß in den Zellen mancher Insekten eine ungerade Zahl sich befindet. Nach mancherlei Irrwegen der Forschung kann es jetzt als feststehend gelten, daß da, wo dies der Fall ist, es meist das männliche Geschlecht ist, dem die ungerade Zahl zukommt, und zwar besitzt es immer dann ein Chromosom weniger als das weibliche, z. B. letzteres 22, ersteres 21 Elemente. Da wir schon wissen, daß stets die Chromosomen als Elemente väterlicher und mütterlicher Herkunft paarweise zusammengehören, so muß bei dem Männchen einem Chromosom, dem X-Chromosom, sein Partner fehlen, der aber beim Weibchen mit seiner geraden Zahl vorhanden ist, so daß dieses außer allen anderen Chromosomen zwei X-Chromosomen besitzt. Fig. 31a stellt die Chromosomen aus einer Teilungsfigur in der Wanze, Anasa tristis, im männlichen Geschlecht dar. In b sind sie einzeln herausgezeichnet, und da erkennt man deutlich 21 Chromosomen, von denen 20 paarweise zusammengehören, während das 21., das keinen Partner hat, das X-Chromosom darstellt. Fig. 31c zeigt nun die Chromosomen einer weiblichen Zelle, ebenfalls in d isoliert gezeichnet, und man erkennt die 11 Paare, von denen die beiden links die X-Chromosomen sind.

Erinnern wir uns nun daran, was in den Reifeteilungen vor sich geht. Die eine von ihnen war eine Reduktionsteilung, d. h. die vorher in homologen Paaren miteinander vereinigten Chromosomen wurden als ganze Chromosomen auf die beiden Teilungspole verteilt,

---

schlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Ergebn. Fortschr. Zool. 3. 1913. — Correns, C., und Goldschmidt, R., Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Berlin 1913, sowie die früher genannten Lehrbücher der Vererbungswissenschaft.

so daß nur die beiden Tochterzellen die Hälfte, die reduzierte Chromosomenzahl erhielten, in der aber jede Chromosomenform einmal vertreten war. Lassen wir nun bei einer solchen weiblichen Wanze die Reduktionsteilung vor sich gehen, so erhält jede Zelle, bzw. im weiblichen Geschlecht die Eizelle und die Richtungskörper, den



Fig. 31. Chromosomenverhältnisse von Anasa tristis

a Die Chromosomengarnitur der Ursamenzellen. *b* Die gleichen Chromosomen paarweise geordnet. *c* Die Garnitur einer Ureizelle. *d* Die gleichen paarweise geordnet. *e* Metaphase der 1. Spermatozytenteilung. *f* Die 2. Reifoteilung. *g*, *h* Die beiden Tochtergruppen einer Teilungsfigur vom Pol gesehen. *h* besitzt allein das unpaaro Chromosom *h*. Nach Wilson aus Häcker

gleichen Chromosomenbestand; alle reifen Eier besitzen ihre 11 Chromosomen von der typischen Art der Fig. 31 d. Wenn aber im männlichen Geschlecht in den Spermatozyten die Reifeteilungen stattfinden und sich die Chromosomen in der Synapsis paaren, dann besitzt das X-Element keinen Partner, es muß also ungepaart bleiben. In der Reduktionsteilung, die ganze Chromosomen auseinanderteilt, muß es

daher als Ganzes zu einem Pol gezogen werden und das ist in der Tat der Fall. Fig. 31f zeigt uns diese Teilung, und wie das X-Element (h) ungeteilt zu einem Pol wandert. Damit sind aber nach der Reduktionsteilung zwei verschiedene Arten von Samenzellen vorhanden; solche mit 10 Chromosomen (Fig. 31g) und solche mit 11, nämlich den gleichen 10 und dem X-Chromosom (Fig. 31h). Da nun aus jeder dieser Zellen sich ein Spermatozoon bildet, so entstehen in gleicher Zahl zwei verschiedene Spermatozoenarten, solche mit und solche ohne X-Chromosom. Nun ist es klar, was sich bei der Befruchtung ereignen muß: Entweder befruchtet ein Spermatozoon mit 10 Chromosomen das Ei, das immer 11 enthält, dann entsteht ein Organismus mit 21 Chromosomen. Oder eine Spermie mit 11 Chromosomen kommt zur Befruchtung, dann entsteht ein Organismus mit 22 Chromosomen. Da es aber feststeht, daß die Männchen in ihren Zellen 21, die Weibchen 22 Chromosomen besitzen, so folgt daraus mit zwingender Notwendigkeit, daß die Spermatozoen mit X-Chromosomen weibchenbestimmend, die ohne X-Chromosomen männchenbestimmend sind.

Bei den klassischen Objekten für das Studium der Geschlechtschromosomen, den Insekten, verhindern es technische Schwierigkeiten, den Zyklus des X-Chromosoms durch Befruchtung und Entwicklung hindurch lückenlos zu verfolgen. Deshalb sei noch ein Fall betrachtet, in dem dies in über jeden Zweifel erhabener Weise möglich war, die von Mulsow[1] studierte Chromosomengeschichte des Nematoden, Ancyracanthus cystidicola. Fig. 32 gibt eine schematische Darstellung des gesamten Chromosomenzyklus dieses Wurms.

Der rechte Kreis gibt den weiblichen Zyklus, der linke den männlichen wieder, am Berührungspunkt beider Kreise liegt die Befruchtung. 1 zeigt auf der rechten Seite das weibliche Tier mit einer Ureizelle (im Ovar), die 12 Chromosomen enthält. Die, in Wirklichkeit nicht unterscheidbaren, beiden X-Elemente sind rot gezeichnet; 2 zeigt die Ovogonie oder Ureizelle nochmals als Ausgangspunkt der Ovogenese. Zwischen 2 und 3 liegt die Synapsis mit der paarweisen Konjugation der Chromosomen, die während der Wachstumsperiode (3) unsichtbar werden und erst zu Beginn der Reifeteilungen sich als 6 zweiwertige, also paarweise vereinigte Elemente wieder zeigen (4). Die erste Reifeteilung (5) entfernt dann aus dem

1) Mulsow, W., Der Chromosomenzyklus bei Ancyracanthus cystidicola. Arch. Zellf. 9. 1912.

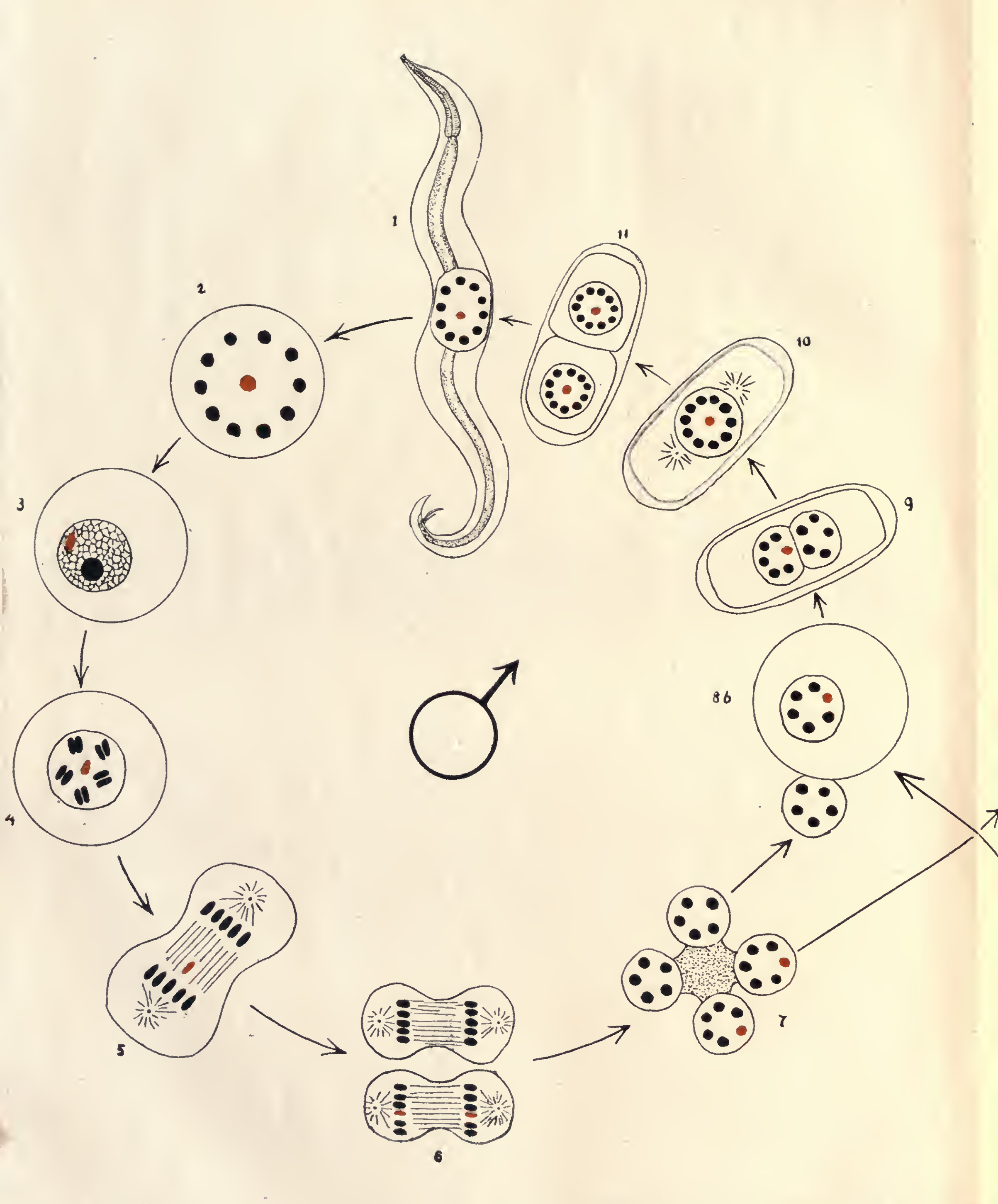
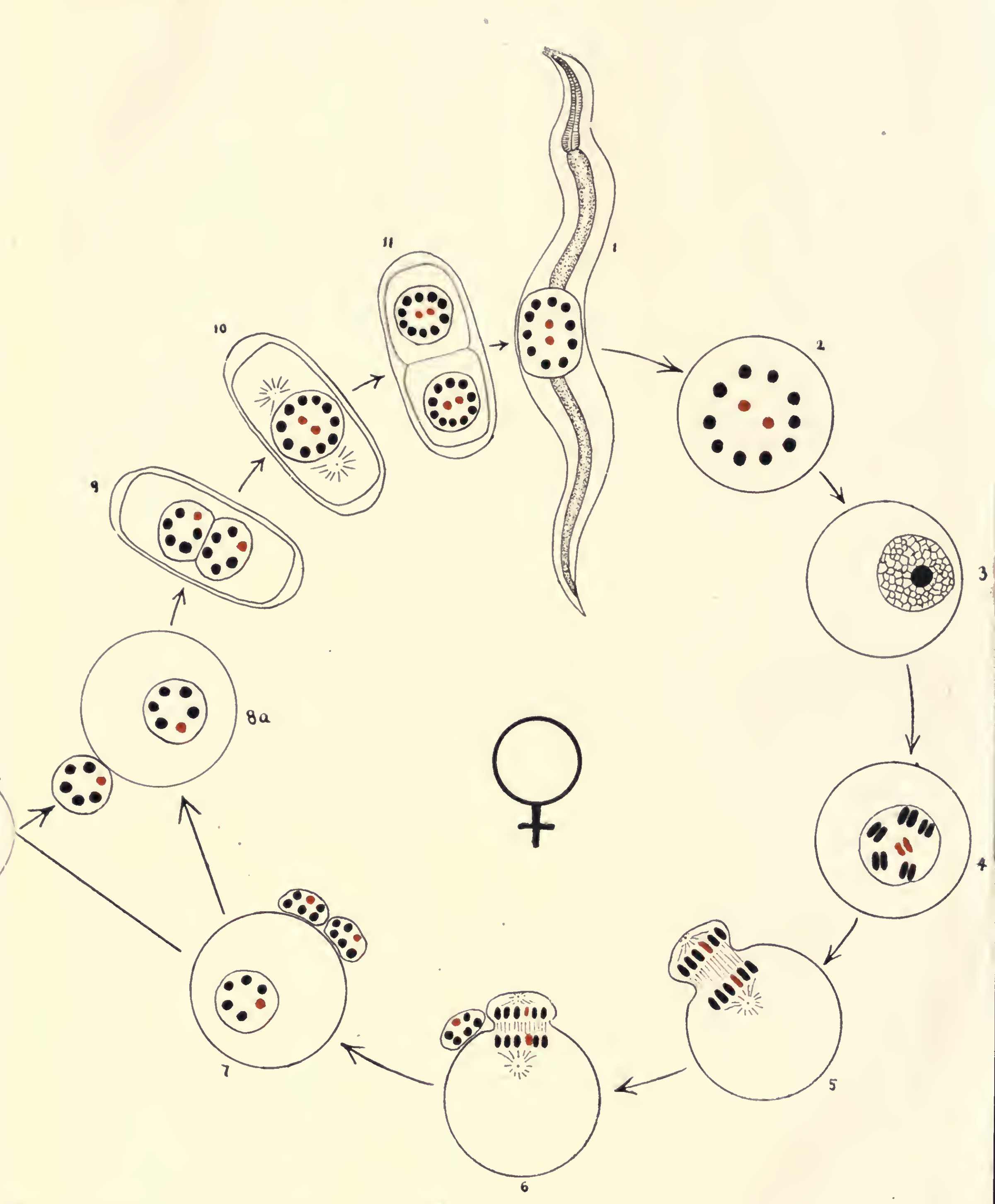


Fig. 32. Schema des Chromosomenzyklus von Ancyracanthus



…chus cystidicola. Das X-Chromosom rot. Nach Mulsow

Ei (6) ganze Chromosomen in den ersten Richtungskörper, während die zweite Reifeteilung (6) jedes der übrig gebliebenen Chromosomen der Länge nach halbiert und die Spalthälften verteilt. In dem reifen Ei (7) findet sich somit die reduzierte Zahl von 6 Chromosomen, dazu aber das rote X-Element, und zwar trifft dies für alle Eier zu. Das männliche Tier aber, Fig. 1 links, besitzt in den Ursamenzellen seines Hodens nur Zellen mit 11 Chromosomen, darunter ein unpaares X-Element (2). Wenn diese nun in der Synapsis konjugieren, erhält das rote X-Chromosom keinen Partner, bleibt einwertig und hier in der Spermatogenese deutet es diese seine Besonderheit auch noch dadurch an, daß es im folgenden Ruhekern (3) getrennt erhalten bleibt. Für die Vorbereitung zur ersten Reifeteilung stehen somit 5 doppelwertige Elemente zur Verfügung und das einwertige X-Element (4). Die erste Reifeteilung teilt dann die Paarlinge auf die beiden Tochterzellen auseinander, das unpaare X-Element wandert aber ungeteilt zu einem Pol (5), wobei es durch isolierte Lage in der Spindel wieder seine Besonderheit kennzeichnet.



Goldschmidt phot.

Fig. 33.
Die 4 aus den Reifeteilungen hervorgegangenen Spermatiden (am Cytophor befestigt) von Ancyracanthus

Es entstehen also zwei Spermatozyten erster Ordnung, von denen die eine 5 Chromosomen, die andere 6, nämlich 5 gewöhnliche und ein X-Element enthalten. Die zweite Reifeteilung (6) läßt dann jede dieser Zellen sich mit einer gewöhnlichen Mitose teilen und so entstehen 4 Spermatiden, von denen zwei 5 und zwei 6 Chromosomen besitzen. Bei diesem schönen Objekt bleiben diese 4 Spermatiden nun durch ein Zytophor verbunden und können in diesem Zustand isoliert werden und zur Herstellung eines so überaus beweisenden Mikrophotogramms dienen, wie es Fig. 33 wiedergibt.

Da nun dieses Objekt auch noch den Vorzug hat, daß die Spermatide sich kaum mehr verändert, bis sie ein befruchtungsfähiges Spermatozoon wird und die Chromosomen auch noch weiterhin sichtbar bleiben, so läßt sich der entscheidende Punkt nun auch beobachten: nämlich, daß die Hälfte der Eier von einem Spermatozoon mit 6 Chromosomen = 5 + X befruchtet werden (8a), die andere Hälfte aber von

einem solchen mit nur 5 Chromosomen (8b). Da der Eikern in jedem Fall 6 Chromosomen enthält, zeigen die befruchteten Eier im Vorkernstadium (9), wie in der ersten Furchungsspindel (10) und allen weiteren Furchungskernen (11) entweder 12 = (5 + X) + (5 + X) Chromosomen und das gibt eben Weibchen (rechts) oder 11 = (5 + X) + 5 Chromosomen und das gibt die Männchen (links). Und da nun gerade bei Nematoden eine ausgesprochene Keimbahn existiert, d. h. die Geschlechtszellen und ihre Chromosomen in ihrer Herkunft aus der sich teilenden Eizelle sich Zellteilung für Zellteilung bis zu den Ur-

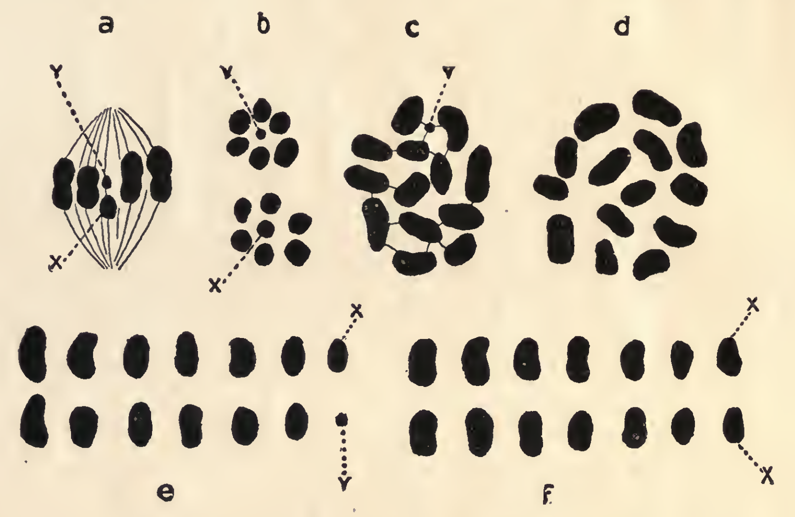


Fig. 34. Chromosomengarnitur der Wanze Lygaeus

e die männliche, *f* die weibliche Garnitur, *a* die Chromosomen in der Reduktionsteilung der Samenzellen, *b* die Tochterplatten dieser Teilung, *c* die Garnitur einer ♂, *d* einer ♀ Zelle in natürlicher Lage. Nach Wilson

geschlechtszellen in den Keimdrüsen hin verfolgen lassen, so ist damit der ganzen Chromosomenzyklus geschlossen.

Schon diese Tatsachen zeigen die außerordentliche Wichtigkeit der Entdeckung des Geschlechtschromosoms. Sie beweisen, daß eine sichtbare Verschiedenheit im Chromosomenbestand beider Geschlechter existiert. Sie zeigen, daß ein elementarer Mechanismus dafür sorgt, daß die gleiche Verschiedenheit immer wieder erzeugt wird. Und sie zeigen uns, daß in bezug auf die Geschlechtschromosomen morphologisch sichtbar das vorliegt, was als Konsequenz der Vererbungsversuche postuliert werden muß, nämlich, daß ein Geschlecht homogametisch ist, nur eine Art Gameten erzeugt, das andere heteroga-

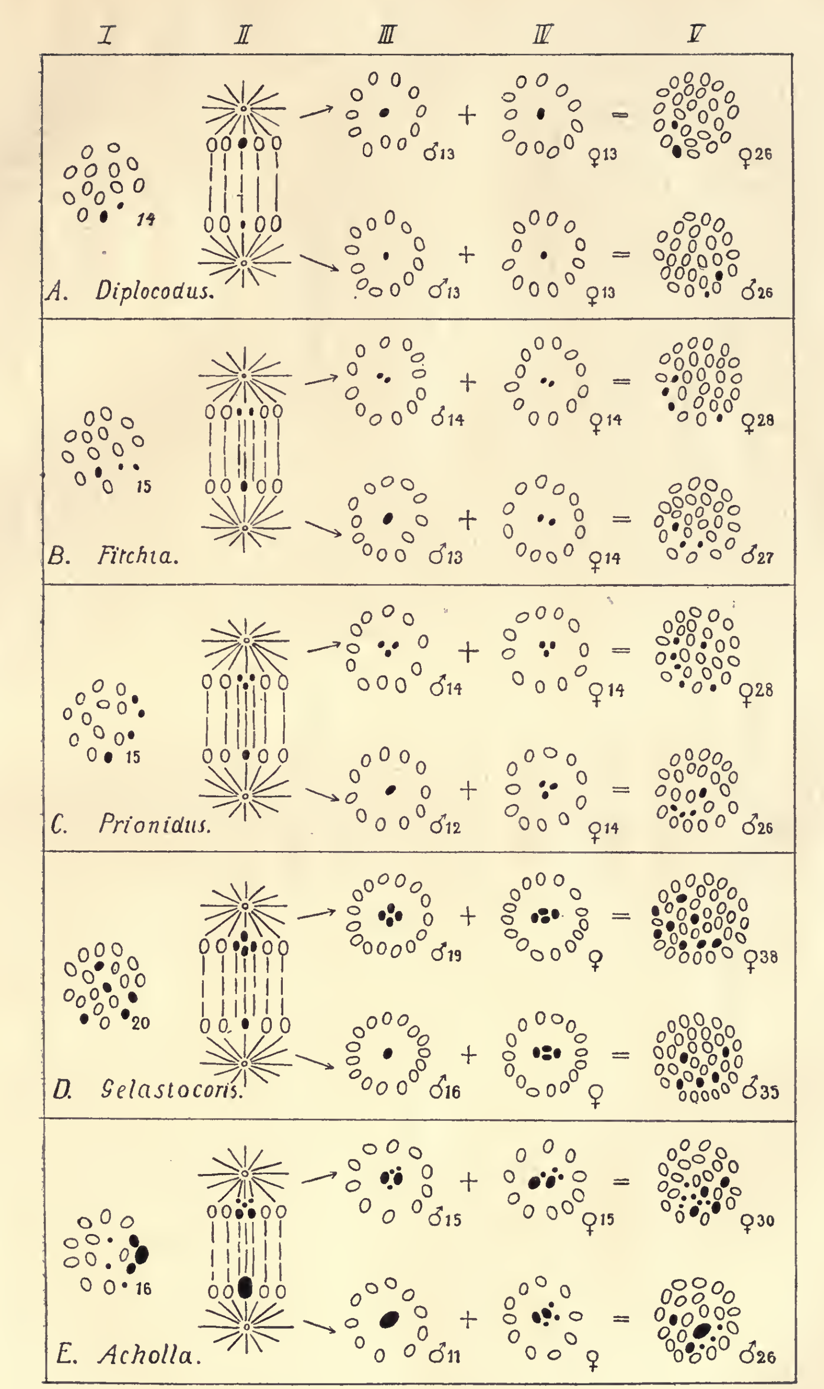


Fig. 35. 5 verschiedene Typen im Verhalten der Geschlechtschromosomen (schwarz) bei Wanzen

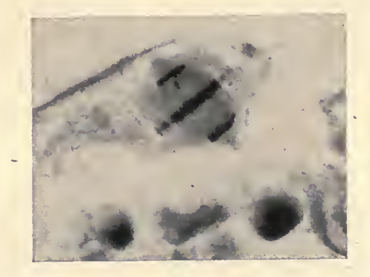
1. Kolumne (vertikal) ♂ Zelle vor der Synapsis. 2. Kol. die Reduktionsteilung beim ♂. 3. Kol. die zwei Sorten von Samenzellen. 4. Kol. die einerlei Eizellen. 5. Kol. die resultierenden Individuen. Nach Payne

metisch, zwei Arten von Gameten erzeugt. Halten wir dies nun zusammen mit der Auffassung der Geschlechtsvererbung als Mendelsche Rückkreuzung und der Interpretation der Chromosomen als Träger mendelnder Eigenschaften, so sehen wir ohne weiteres die einfache Lösung des Problems des Mechanismus der Geschlechtsvererbung. Doch so weit sind wir noch nicht.

Die Fülle von Untersuchungen über Geschlechtschromosomen haben uns mit zahlreichen Varianten der vorgehend geschilderten Verhältnisse bekannt gemacht. Sie alle aufzuzählen ist nicht die Aufgabe dieses Buches. Allen gemeinsam ist jedenfalls das eine: ein Geschlecht ist homogametisch, das andere heterogametisch. Die Heterogametie aber drückt sich verschiedenartig aus. In sehr vielen Fällen hat das X-Chromosom, das in unseren Beispielen unpaar war, einen Partner, der sich durch verschiedene Größe oder andere Form von ihm unterscheiden läßt. Man spricht dann von einem Y-Chromosom, und das Geschlechtschromosomenpaar ist eine XY-Gruppe. Alles andere verläuft natürlich wie in obigen Beispielen. Der Unterschied ist bloß, daß ein Y-Chromosom da steht, wo dort kein Geschlechtschromosom war. In Fig. 34 sind die typischen Chromosomengruppen einer Wanze, die im heterogametischen Geschlecht eine XY-Gruppe besitzt, dargestellt. Es kommt aber auch vor, daß einem Y-Chromosom eine Gruppe zusammengehöriger X-Chromosomen, nämlich 2, 3, 4 und mehr gegenüberstehen. Dann erhalten wir Chromosomenverhältnisse, wie sie schematisch in Fig. 35 wiedergegeben sind, die wir als quantitative Varianten des Hauptschemas bezeichnen können.

Obwohl diese Tatsachen allein schon genügen, die Bedeutung der Geschlechtschromosomen darzulegen, könnte man nach weiteren Beweisen dafür verlangen, daß die sichtbaren Chromosomendifferenzen wirklich zur Geschlechtsverteilung in Beziehung stehen. Solche liegen denn auch vor und sind zum Teil von überwältigender Beweiskraft. Der bedeutungsvollste Punkt ist wohl der folgende. Wir haben erfahren, daß das Vererbungsexperiment ergab, daß manche Formen, wie die Pflanze Bryonia, im männlichen Geschlecht heterogametisch sind und im weiblichen homogametisch, während umgekehrt in anderen Fällen, wie beim Stachelbeerspanner Abraxas, das weibliche Geschlecht das heterogametische war. Wenn die Theorie der Geschlechtschromosomen richtig ist, muß sich auch zytologisch der entsprechende Typus für jede Gruppe nachweisen lassen. Der Vererbungsversuch lehrt uns, daß in der Gruppe der Insekten Hemi-

pteren und Dipteren männliche Heterogametie zeigen, während bei den Lepidopteren (wenigstens der Gruppe der Geometriden und Bombyciden) die Weibchen heterogametisch sind. Die Säugetiere erweisen sich als zur Gruppe mit männlicher Heterogametie gehörig, während bei den Vögeln wieder das weibliche Geschlecht das heterogametische ist. Wir haben nun bereits für Hemipteren Beispiele mit männlicher Heterogametie in bezug auf das Geschlechtschromosom kennen gelernt und können feststellen, daß auch für die Dipteren wie für die Säugetiere die zellulären Tatsachen mit den experimentellen übereinstimmen. Es ist nun von außerordentlicher Wichtigkeit, daß auch bei den Lepidopteren, die experimentell als heterogametisch im weiblichen Geschlecht sich erwiesen hatten, zytologisch der gleiche Nachweis geführt



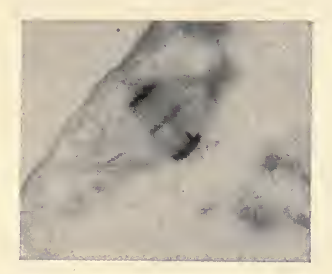


Fig. 36. Reifungsspindeln im Ei von Talaeporia tubulosa. Links das X-Chromosom wandert in den Richtungskörper, rechts das X-Chromosom bleibt im Ei. Mikrophotogramm von Dr. J. Seiler

werden konnte. Seiler[1] gelang diese wichtige Entdeckung bei Phragmatobia fuliginosa (einer Arctiide) und seitdem in besonders klarer Weise bei Psychiden. Fig. 36 zeigt Mikrophotogramme der Reifungsspindeln im Ei der Psychide, Talaeporia. In a bleibt das X-Chromosom im Ei, in b wird es in den Richtungskörper ausgestoßen. Ebenso vermochte Doncaster[2] eine Rasse von Abraxas zu finden, bei der die weibliche Chromosomenzahl 55 ist und die männliche 56. Dies sind natürlich außerordentlich weitgehende Beweisstücke. Für die Vögel konnte allerdings bisher noch keine völlig klare Darstellung der Chromosomenverhältnisse gegeben werden. Aber

1) Seiler, J., Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Arch. z. Zellforsch. XIII. 1914. — Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. XVIII. 1917.

2) Doncaster, L., On the relations between chromosomes etc. Journ. Genet. 4. 1914.

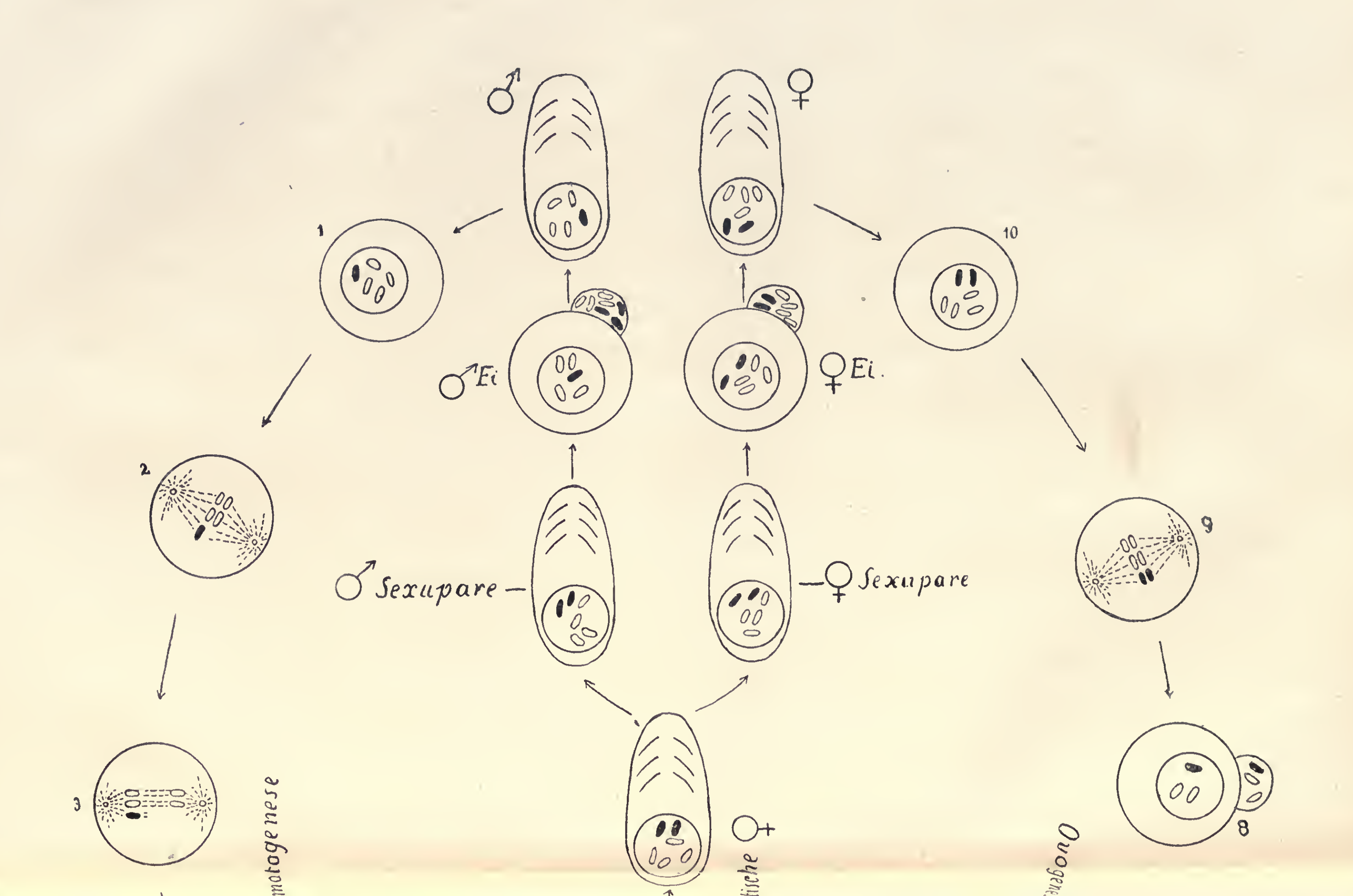
die Tatsachen sind soweit wenigstens nicht im Widerspruch mit der Theorie (Guyer).[1]

Eine zweite sehr wichtige Frage ist die, ob das Prinzip nicht versagt, wenn es auf kompliziertere Sexualverhältnisse angewandt werden soll, wie Hermaphroditismus oder gar typischen Wechsel verschiedener Fortpflanzungsarten. Gerade in diesem wichtigen Punkt hat es aber seine Feuerprobe in glänzendster Weise bestanden. Zwei Objekte sind es, die zu durchaus übereinstimmenden Resultaten geführt haben, einerseits Blattläuse und Rebläuse aus den Gattungen Aphis und Phylloxera, sodann der Nematode Angiostomum nigrovenosum. Bei den Blattläusen folgen sich in der Regel zahlreiche parthenogenetische Generationen von ausschließlich Weibchen, dann werden aber plötzlich männliche und weibliche Individuen erzeugt. Aus den befruchteten Eiern solcher Geschlechtsweibchen entstehen dann aber stets nur wieder weibliche Tiere. Dieser Zyklus besitzt eine völlige Parallele in dem Verhalten des Chromatins der Geschlechtszellen. Zunächst steht fest[2], daß weibliche und männliche Tiere einen differenten Chromosomenbestand haben, z. B. bei Aphis saliceti, das ♀ 6, das ♂ 5 Chromosomen (Fig. 37 oben). Demnach besteht die reduzierte Zahl beim ♀ aus 3 Chromosomen, beim ♂ aber müssen zwei Sorten von Spermien gebildet werden, solche mit 3 und solche mit 2 Elementen (Fig. 37, 2—4). Kämen diese zur Befruchtung, so müßten zur Hälfte Weibchen, nämlich aus 3 + 3, und zur Hälfte Männchen, nämlich aus 3 + 2 Chromosomen gebildet werden. Tatsächlich entwickeln sich aber aus befruchteten Eiern nur Weibchen mit 6 Chromosomen. Die Geschichte der Spermatozoen zeigt warum! In der ersten Reifeteilung wird zwar richtig die Teilung so vorgenommen, daß eine Zelle 3, die andere 2 Chromosomen erhält. Die letztere aber, die somit männchenerzeugende Spermien liefern sollte, ist von Haus aus schon kleiner und geht dann auch zugrunde (Fig. 37, 5 und Fig. 38), kommt also nie zur Befruchtung und deshalb entstehen eben aus befruchteten Eiern nur Weibchen. Daß aus parthenogenetischen Eiern in der Regel ebenfalls nur Weibchen entstehen, ist zellulär ohne weiteres durch die Tatsache gegeben, daß

---

1) Guyer, M., Studies on the chromosomes of the common fowl as seen in testes and embryos. Biol. Bull. 31. 1916.

2) Morgan, T. H., A biological and cytological study of sex-determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. exp. Zool. 7. 1909. — v. Baehr, W. B., Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermatogenese von Aphis saliceti. Arch. Zellf. III. 1909.



♂
♀
1
10
♂ Ei
♀ Ei.
2
9
♂ Sexupare
♀ Sexupare
3
8
♀

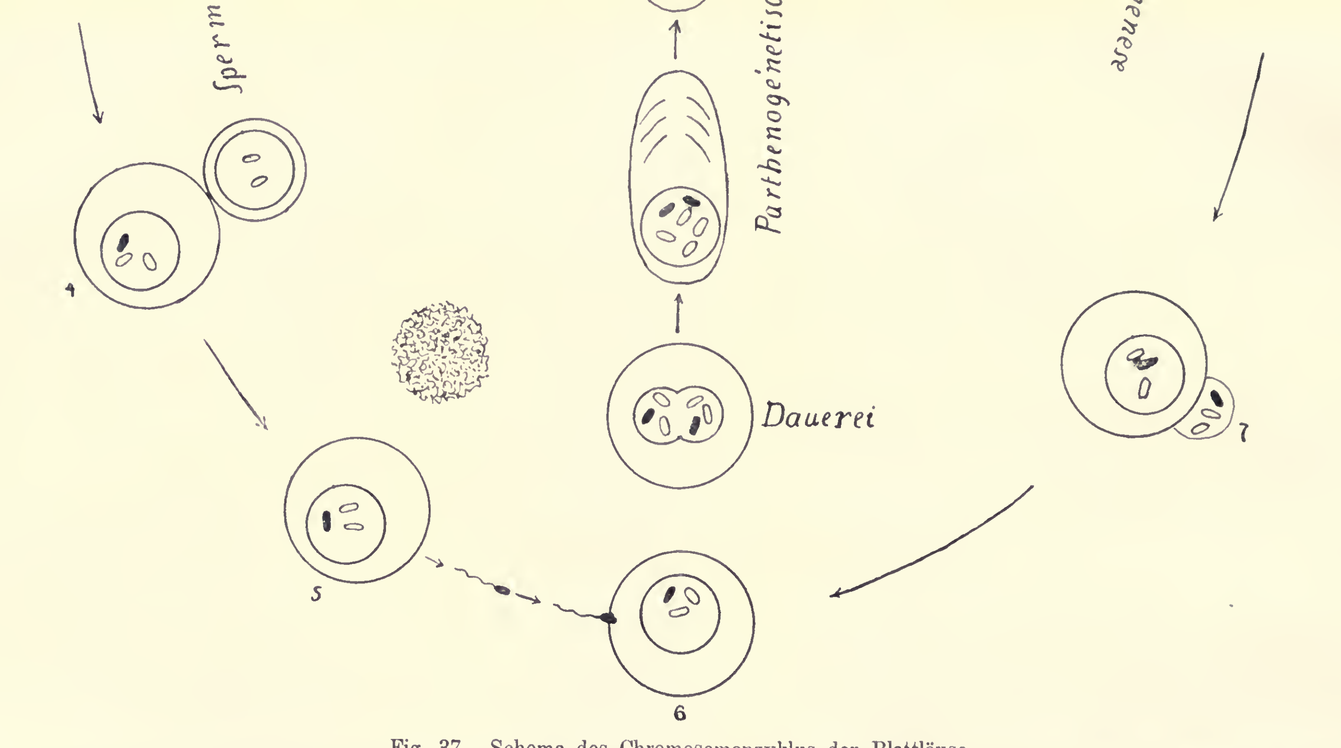


Fig. 37. Schema des Chromosomenzyklus der Blattläuse

Vom Dauerei ausgehend innen die parthenogenetischen Generationen bis zur Bildung der Geschlechtstiere, außen links 1—5 die Spermatogenese, rechts die Ovogenese (10—7), in 6 die Befruchtung. In 5 ist der Zerfall der männchenbestimmenden Spermatozoen angedeutet

sie keine Reduktionsteilung erfahren und so immer ihre weibliche Chromosomenzahl beibehalten. Schwieriger ist die Frage, wieso nun trotzdem aus unbefruchteten Eiern der sogenannten sexuparen Individuen doch beide Geschlechter hervorgehen können. Sicher ist, daß solche Eier sich auch mit der männlichen oder weiblichen Chromosomenzahl entwickeln: es muß also in den Männcheneiern bei oder vor Beginn der Entwicklung ein Chromosom verschwinden. Wie das geschieht, steht für jene Aphiden noch nicht fest, wohl aber für eine Phylloxera; bei der Bildung des einen Richtungskörpers der parthenogenetischen Männcheneier geht ein Chromosom ganz in den Richtungskörper hinaus, so daß an Stelle der weiblichen Zahl 6 die männliche Zahl 5 Chromosomen im Ei zurückbleibt (Fig. 37, ♂ Sexupare und ♂ Ei). Es stimmen also die zytologischen Tatsachen, die in Fig. 37 zu einem Schema zusammengestellt sind, in ausgezeichneter Weise mit dem abgeleiteten Prinzip überein.



Fig. 38. Reifeteilung bei der Spermatogenese einer Aphide mit Bildung einer ♀ bestimmenden Spermatide (groß, 3 Chromosomen) und einer rudimentären ♂ bestimmenden. Nach v. Baehr

Das gleiche gilt auch für den anderen Fall, den Nematoden Angiostomum nigrovenosum.[1] Bei diesem findet ein regelmäßiger Wechsel zwischen einer getrennt geschlechtlichen, freilebenden und einer zwittrigen, parasitischen Generation statt. Aus den befruchteten Eiern der getrennt geschlechtlichen Form entstehen also stets Zwitter und umgekehrt. Die Weibchen der getrennt geschlechtlichen Generation besitzen 12 Chromosomen, die in den Reifeteilungen auf 6 reduziert werden. Die Männchen haben deren 11, so daß Spermatozoen mit 6 und solche mit 5 Elementen gebildet werden. Die zwittrige Generation enthält aber stets 12 Chromosomen, die Spermien mit 5 Chromosomen sind also nicht zur Befruchtung gelangt. Die

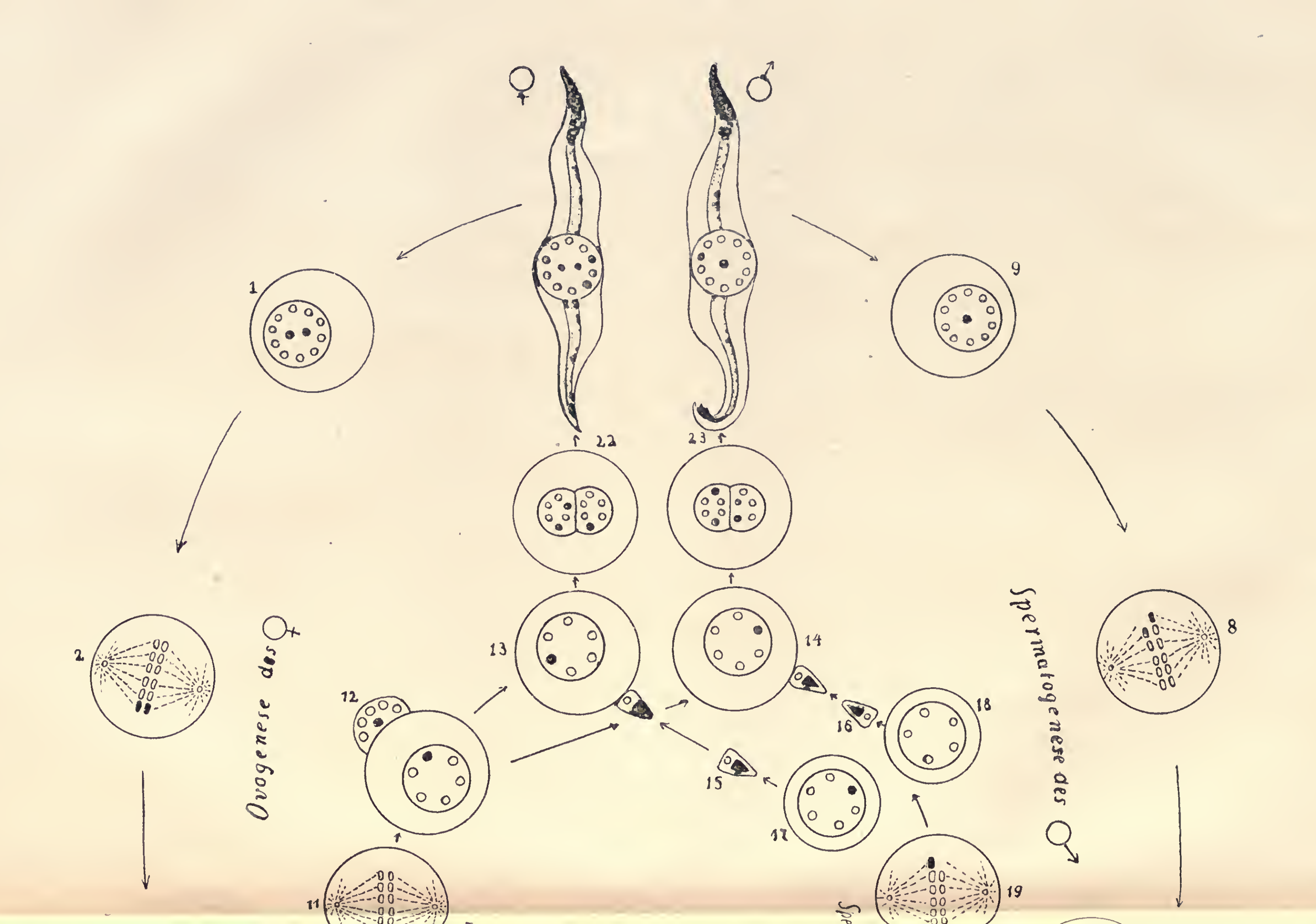
1) Schleip, W., Das Verhalten des Chromatins bei Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum. Arch. Zellf. VII. 1911. — Boveri, Th., Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Verh. phys. med. Ges. Würzburg 41. 1911.

Zwitter haben also weibliche Chromosomenzahl und erscheinen auch in ihren äußeren Charakteren als Weibchen. Ihre Eier sind dann auch wieder nach der Reifung mit 6 Chromosomen ausgestattet. In den Ursamenzellen findet sich zwar auch die weibliche Zahl von 12 Chromosomen, aber eines davon zeigt bereits Besonderheiten, aus denen hervorgeht, daß es dem Untergang geweiht ist. Es macht zwar auch die Reifeteilungen mit und kommt sodann in die Hälfte der Spermatiden, wird aber nicht in deren Kern einbezogen, und geht zugrunde, so daß nun wieder zweierlei Spermien, solche mit 6 und solche mit 5 Chromosomen gebildet werden. Beide befruchten und erzeugen somit Weibchen und Männchen (s. Fig. 39).

Wir haben bei Besprechung dieser Fälle von allen Einzeldiskussionen abgesehen; es ist ja nicht das Problem der Parthenogenese oder des Hermaphroditismus, das uns hier interessiert. Wir werden darauf später zurückzukommen haben. Hier galt es bloß zu zeigen, wie das Verhalten der Geschlechtschromosomen stets mit den Erwartungen übereinstimmt, die wir hegen müssen, falls in ihnen der Mechanismus für die Geschlechtsverteilung gegeben ist. Ihre ganze Bedeutung aber erhalten diese Tatsachen erst, wenn sie in richtige Beziehung zu den Ergebnissen des Vererbungsexperiments gesetzt werden. Und diesen wichtigen Schritt wollen wir jetzt ausführen.

d) Die Identität der experimentellen und zytologischen Tatsachen

In der vorhergehenden Darstellung der die Geschlechtschromosomen betreffenden Grundtatsachen haben wir uns absichtlich einer Ausdrucksweise bedient, die den aufmerksamen Leser selbständig zu der Schlußfolgerung führen mußte, die wir in diesem Abschnitt ziehen wollen. Wenn die Chromosomen die Träger der Substanzen sind, die wir symbolisch als mendelnde Faktoren bezeichnen, so ist es klar, daß mehrere Faktoren, die sich in dem gleichen Chromosom befinden, korreliert vererbt werden müssen; sie fahren, bildlich gesprochen, im gleichen Wagen und kommen daher gemeinsam zum Ziel. Diese Erwartung hat sich denn auch, besonders in Morgans Drosophilaversuchen glänzend bestätigt. Wenden wir dies nun auf die Geschlechtschromosomen an, so heißt es, daß irgendein Faktor, der außer den das Geschlecht bedingenden Substanzen in einem Geschlechtschromosom enthalten ist, dessen Verteilung und damit der Verteilung der Geschlechter folgt. Die Koppelung einer Eigen-


♀
♂
1
9
22
23
2
Ovogenese des ♀
13
14
8
Spermatogenese des ♂
12
18
16
15
17
11
19

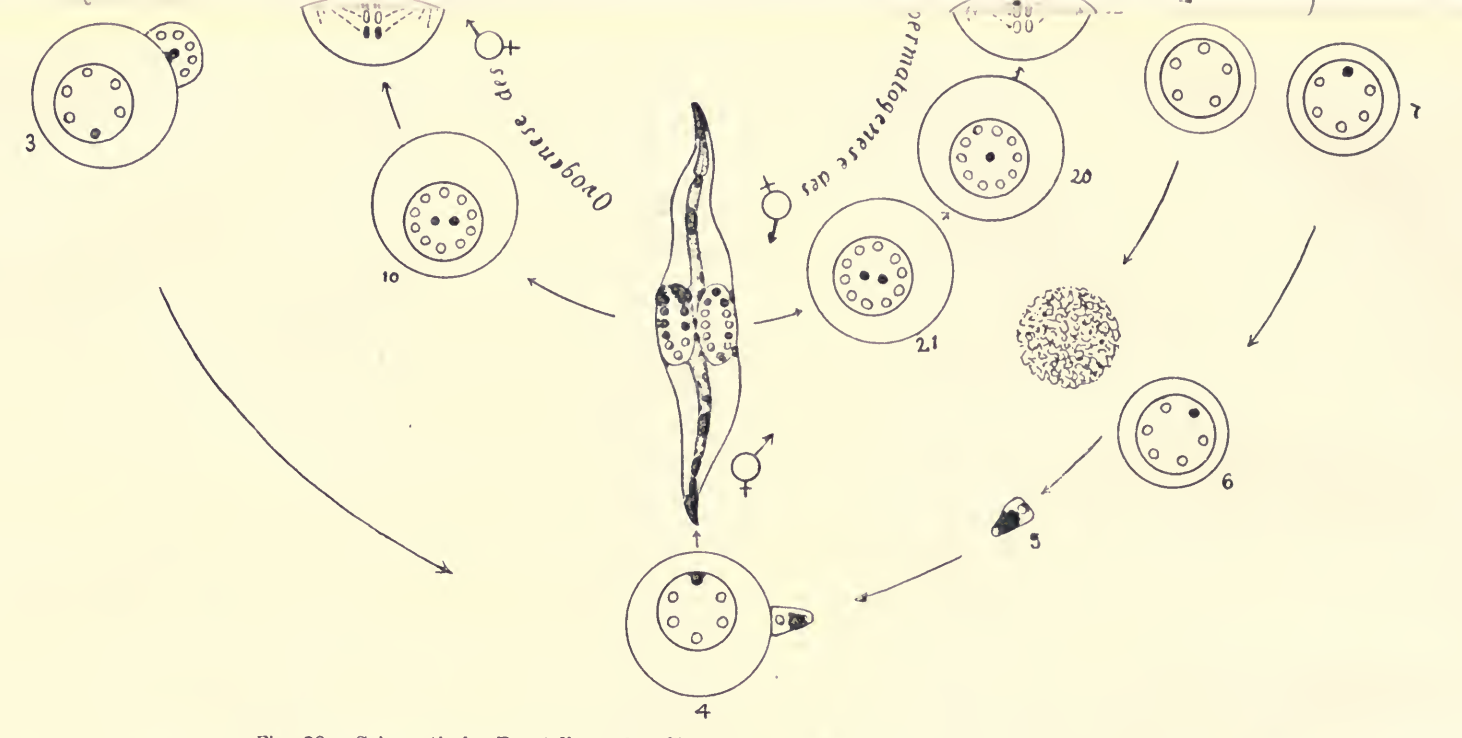


Fig. 39. Schematische Darstellung des Chromosomenzyklus von Angiostoma nigrovenosum

Äußerer Kreis Ovogenese der ♀ (1—3), Spermatogonese der ♂ 9—5. 4 Die Befruchtung, aus der der Hermaphrodit ☿ entsteht. Innerer Kreis, dessen Ovogenese 10—12 und Spermatogenese 21—15. 18 und 17 die beiden Spermiensorten, die in 13 und 14 die gleiche Eierart befruchten. 22 Befruchtetes ♀-Ei. 23 Befruchtetes ♂-Ei

schaft mit der Verteilung der Geschlechter haben wir aber oben als geschlechtsbegrenzte Vererbung kennen gelernt und ihre mendelistische Erklärung vorgeführt. Nun sehen wir, daß im Prinzip sich diese Erscheinung ohne weiteres erklärt, wenn wir annehmen, daß Faktoren, die geschlechtsbegrenzt vererbt werden, in den Geschlechtchromosomen gelagert sind. Zu diesem Schluß sind denn auch eine ganze Reihe von Forschern etwa gleichzeitig gelangt: Spillman auf Grund theoretischer Überlegungen, Gulick auf Grund von Chromosomenstudien an Nematoden, Morgan auf Grund von Studien über geschlechtsbegrenzte Vererbung bei Drosophila und der Verfasser auf Grund von Studien über die Vererbung der sekundären

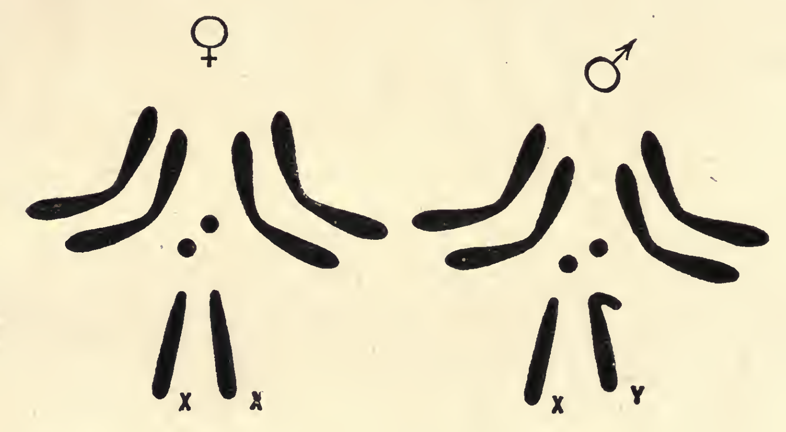


Fig. 40. Chromosomenbestand der weiblichen und männlichen Drosophila, etwas schematisiert. Nach Morgan.

Geschlechtscharaktere. Das überwältigendste Beweismaterial für die Richtigkeit dieser Idee ist in Morgans und seiner Mitarbeiter Drosophilastudien zutage gefördert worden. Wir wollen daher die Einzelheiten nicht an dem früher geschilderten Abraxasfall, sondern an Drosophila durchführen. Wir erinnern uns dabei, daß bei Drosophila das männliche Geschlecht das heterogametische ist, zytologisch ein X- und ein Y-Chromosom besitzt (Fig. 40).

Morgans ursprünglicher Fall war der folgende: In einer normalen Zucht dieser Fliege trat ein Männchen mit pigmentlosen, weißen Augen auf. Bekanntlich nennt man eine solche erbliche Veränderung eine Mutation. Mit seinen normalen Geschwistern gepaart, gab dieser Mutant nur rotäugige Nachkommenschaft. F_2 spaltete dann in 2459 rotäugige Weibchen, 1011 rotäugige Männchen

und 782 weißäugige Männchen. Es fehlen also weißäugige Weibchen. Wir sehen also genau das gleiche wie bei der oben geschilderten Abraxaskreuzung, nur daß ♂ und ♀ vertauscht sind, was eben zeigt, daß hier das ♂ das heterogametische Geschlecht ist. Wurde das weißäugige ♂ mit einem rotäugigen heterozygoten F_1 ♀ gepaart so enthielt die Nachkommenschaft, genau wie bei Abraxas, alle Möglichkeiten, nämlich 129 rotäugige ♀, 132 rotäugige ♂, 88 weißäugige ♀, 86 weißäugige ♂. Wurde endlich ein wildes rotäugiges ♂ mit einem weißen ♀ gepaart, so war die Nachkommenschaft zur Hälfte weißäugige ♂, zur anderen Hälfte rotäugige ♀. Die rotäugigen ♂ aus der Natur erwiesen sich demnach als für weiß heterozygot, ebenso wie bei Abraxas umgekehrt die ♀ für den Lacticolor-Faktor sich als heterozygot erwiesen hatten. Die Mendelsche Erklärung ist also die gleiche wie beim Abraxasfall, nur mit Vertauschung der Geschlechter. Und nun übertragen wir diesen Fall auf die Chromosomen an Hand der schematischen Fig. 41. Die Eltern in der ersten Reihe sind das rotäugige ♀ und das weißäugige ♂. Neben ihnen sind ihre Geschlechtschromosomen dargestellt; das Weibchen besitzt zwei X-Chromosomen mit dem Pigmentfaktor für die Augenfärbung (deshalb schwarz gezeichnet), das Männchen ein X-Chromosom und ein Y-Chromosom, beide ohne diesen Faktor (deshalb weiß gelassen). Das ♀ bildet nun Eier, die sämtlich das schwarze X-Chromosom (wie wir von jetzt ab der Kürze halber sagen wollen) enthalten; das Männchen aber produziert zwei Arten von Spermien, solche mit einem X- und solche mit einem Y-Chromosom, beide natürlich weiß. Nun kann, wie die zur nächsten Reihe führenden Striche andeuten, ein Ei mit dem schwarzen X-Chromosom entweder von einem Spermatozoon mit weißem X- oder einem solchen mit Y-Chromosom befruchtet werden. Erstere geben Weibchen, letztere Männchen, und da rotäugig über weißäugig dominiert, sind beide rotäugig, wie die zweite Reihe zeigt. Diese F_1-Weibchen bilden nun aber zwei Arten von Eiern, solche mit schwarzem und solche mit weißem X-Chromosom, während das Männchen zwei Arten von Samenzellen produziert, solche mit schwarzem X- und solche mit Y-Chromosom. Deren beliebige Rekombination muß aber vier verschiedene Kombinationen ergeben, wie wieder die Striche zeigen, nämlich: zwei schwarze X-Chromosomen, das sind rotäugige Weibchen, ein schwarzes und ein weißes X-Chromosom, ebenfalls rotäugige Weibchen; ein schwarzes X mit einem Y, das sind rotäugige Männchen, und ein weißes X mit einem Y, das sind weißäugige

Männchen. So sehen wir also — und das gleiche ließe sich nun für jede mögliche Kreuzung dieser Formen durchführen —, daß tatsächlich die Annahme, daß die betreffenden geschlechtsbegrenzten

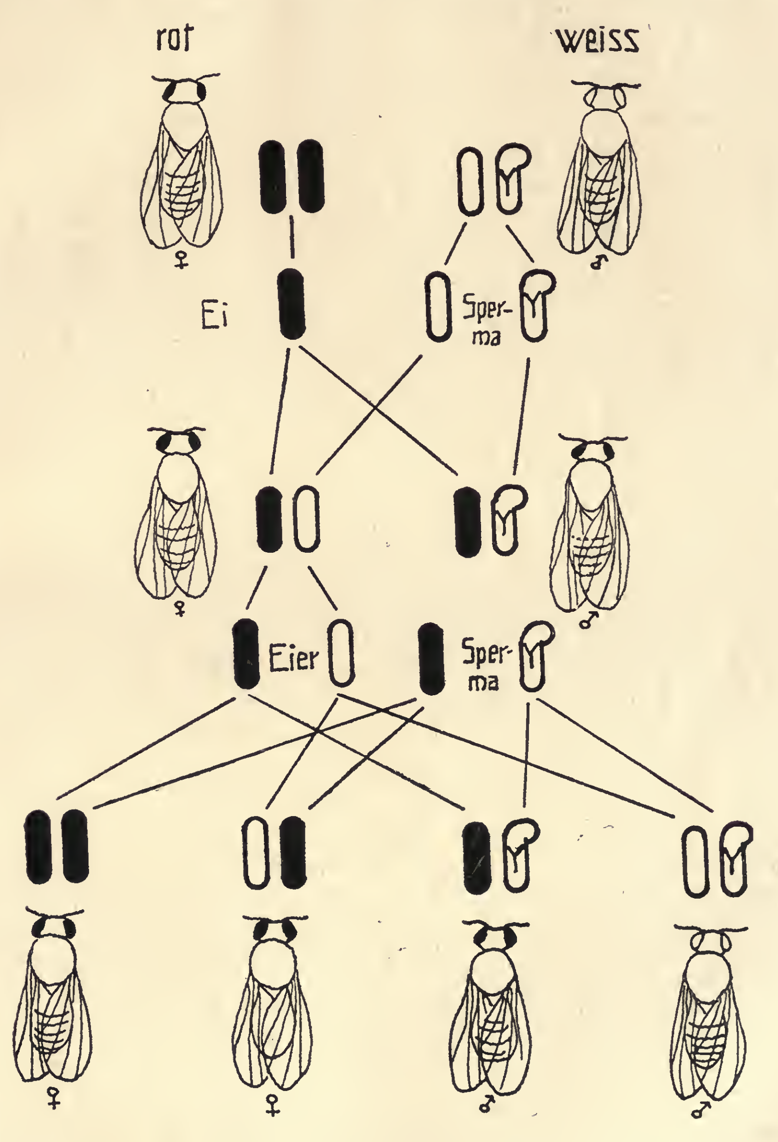


Fig. 41. Schematische Darstellung der geschlechtsbegrenzten Vererbung der Augenfarbe von Drosophila bei Kreuzung rot- und weißäugiger Individuen. Das schwarzgezeichnete X-Chromosom trägt den Faktor für Rotäugigkeit, das weiße den für Weißäugigkeit. Nach Morgan

Faktoren im Geschlechtschromosom liegen, die Tatsachen restlos erklärt.

In Morgans und seiner Mitarbeiter[1] Drosophila-Zuchten sind seitdem etwa 200 neue Mutationen aufgetreten, deren Vererbung von ihnen studiert wurde. Und ein beträchtlicher Teil von ihnen hat sich als geschlechtsbegrenzt erwiesen. Jede einzelne von ihnen aber vererbt sich in genau der gleichen Weise, wie vorher geschildert, und wenn mehrere von ihnen beisammen sind, werden sie streng korreliert vererbt, wie ihre Lagerung im gleichen Chromosom erfordert. Die betreffenden Mutationen beziehen sich auf alle denkbaren Charaktere des Körpers. Einige von ihnen sind in Fig. 42 wiedergegeben. Die Fliege *a* zeigt Flügel, deren Hinterrand wie zugeschnitten erscheint; *b* hat hinten geknotete Flügel; außerdem könnte die Figur, falls stärker vergrößert und in Farben gedruckt, noch drei weitere geschlechtsbegrenzte Charaktere zeigen, nämlich eine besondere Gestaltung der Körperhaare, rubinrote Augenfarbe und gelbbraune Farbe des Körpers. Mit der letzteren Mutation ist noch die merkwürdige Eigenschaft verbunden, daß die Tiere nicht mehr heliotropisch sind. Wenn also die gelbbraunen Männchen und grauen Weibchen, die bei einer geschlechtsbegrenzten Kreuzung erhalten werden, dem Licht ausgesetzt werden, fliegen alle Weibchen zum Licht und die Männchen bleiben zurück. Die Fliege *c* zeigt den Erbcharakter rudimentärer Flügel und die Augen sind eosinfarbig, *d* zeigt neben einer erblichen Besonderheit des Flügelgeäders gebänderte Augen; *e* zeigt als geschlechtsbegrenzte Mutation verkürzte „Miniatur“-Flügel und weiße Augen, und *f* endlich nicht sich entfaltende Flügel. Doch genug damit von diesen Beispielen, die neben zahllosen Besonderheiten doch immer wieder das gleiche Prinzip erläutern. Wir brauchen denn auch nicht weiter auszuführen, daß auch in anderen Tiergruppen, wie bei Vögeln und Säugetieren, solche Charaktere entdeckt wurden, deren Vererbung genau so verläuft wie im Drosophila- resp. Abraxasbeispiel. Die bekanntesten Fälle sind das Gittermuster der Plymouth-Rock-Hühner, die Fellfarbe dreifarbiger Katzen und gewisse Abnormitäten des Menschen, wie Farbenblindheit und Bluterkrankheit.

Ein jeder mit den Einzelheiten der Mendelschen Forschung Vertraute kennt nun zahlreiche Komplikationen Mendelscher Resultate, deren wichtigste daher rühren, daß bei Bestimmung gewisser Charak-

---

1) Morgan und Mitarbeiter l. c.

tere mehrere selbständige Faktoren zusammenwirken als Pigmentverstärker, Pigmentverdünner, multiple oder sich addierende Faktoren für eine Eigenschaft. Wenn z. B. drei verschiedene Pigmentfaktoren eine tiefrote Farbe in ihrem Zusammenwirken bedingen, so können die 64 F_2-Kombinationen dieser Faktoren mit ihren Rezessiven eine vollständige Serie von Dunkelrot durch alle Schattierungen hindurch bis Weiß darstellen.[1] Nun ist es bekannt, daß es Faktoren von ähn-

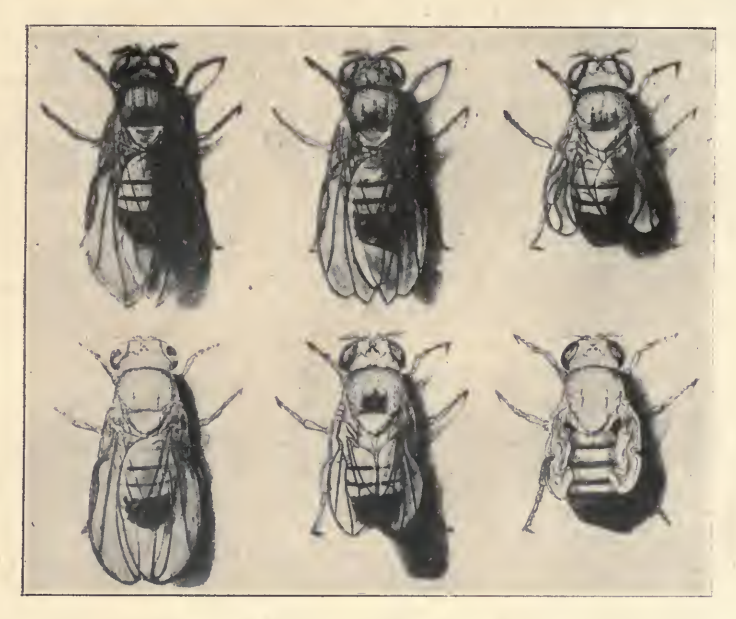


Fig. 42. Verschiedene Mutationen von Drosophila, deren Faktoren im X-Chromosom gelegen sind

Obere Reihe von links nach rechts: „cut" gestutzte Flügel; „notch" ausgezackter hinterer Flügelrand; „rudimentary" rudimentäre Flügel. Untere Reihe: „fused" 3. und 4. Flügelader verschmolzen; das Auge zeigt die Mutation „bar" bandförmige Augen; „miniature" Flügelform; „pad" unausgebreitete Flügel. Andere Mutationen sind in der schwarzweißen Figur nicht zu erkennen. Nach Morgan

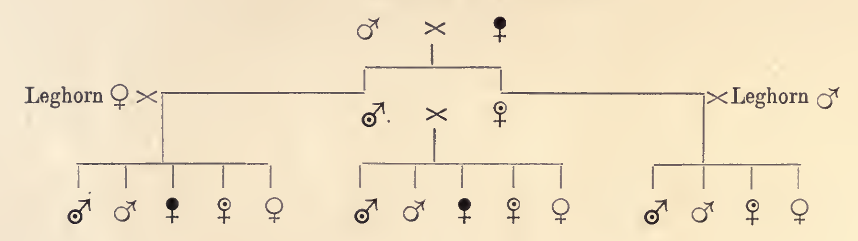
licher Wirkung gibt, die entweder mendelistisch oder auch geschlechtsbegrenzt vererbt werden, so z. B. ein gewisser Faktor für Verdunkelung bei Drosophila, der in einem gewöhnlichen Chromosom liegt, während ein anderer mit ähnlichem Effekt im Geschlechtschromosom liegt. Wenn sich diese Erscheinung nun mit der vorher geschilderten kombinieren würde, bekämen wir sehr merkwürdige Fälle geschlechtsbegrenzter Vererbung.

---

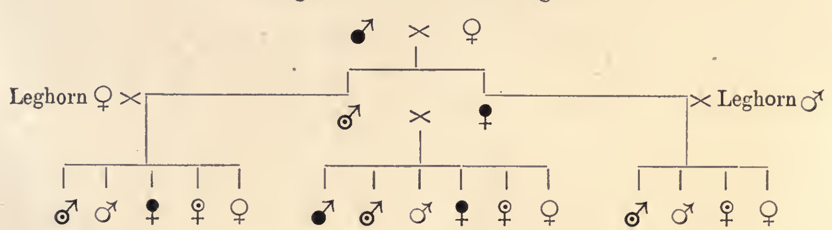
1) Siehe die Darstellung in den bekannten Lehrbüchern der Vererbungslehre.

Als Typus sei die Vererbungsweise dargestellt, die Bateson und Punnett für die besondere Pigmentierungsart des Negerhuhns eruierten, deren Hauptcharakter die starke Pigmentansammlung in den mesodermalen Membranen ist. Wurden diese Negerhühner mit gewöhnlichen braunen Leghorns gekreuzt, so war F_1 verschieden, je nach der Richtung der Kreuzung. Negerhuhn ♀ × Leghorn ♂ gab schwach pigmentierte F_1; bei Leghorn ♀ × Negerhuhn ♂ jedoch waren zwar die männlichen F_1-Tiere ebenso, die weiblichen jedoch stark pigmentiert. In F_2 traten alle Übergänge von pigmentierten zu nicht pigmentierten auf. Bei der Rückkreuzung mit braunen Leghorn war wieder das Resultat verschieden, je nachdem das F_1-Tier männlich oder weiblich war. Diese Resultate gehen besser als aus vielen Worten aus folgendem Schema der Autoren hervor, in dem zunächst den Zahlenverhältnissen nicht weiter Rechnung getragen ist und wobei ♀ ♂ unpigmentierte, ♀ ♂ schwach pigmentierte und ♀ ♂ tief pigmentierte Tiere sind.

1. Braun Leghorn × Negerhuhn



2. Negerhuhn × Braun Leghorn



Die Geschlechtsbegrenzung zeigt sich also hier einmal in dem F_1-Resultat, sodann in dem Fehlen tiefpigmentierter ♂ in allen anderen Kreuzungen außer einer, wie das Schema zeigt. Die Erklärung von Bateson und Punnett ist nun die: Das Pigment hängt ab von einem Pigmentierungsfaktor P und einem Hemmungsfaktor J (inhibitor). Verschiedene Grade der Pigmentierung hängen ab von

der Kombination dieser Faktoren: PPii ist vollpigmentiert, PpIi kaum pigmentiert, ppII, ppii unpigmentiert usw. Die Geschlechtsbestimmung verläuft nach dem Schema Ff = ♀, ff = ♂. Wenn F und I heterozygot vorliegen, stoßen sie sich ab, so daß sie nicht in die gleiche Gamete gelangen können. Es verläuft dann etwa die Kreuzung Leghorn ♀ und Negerhuhn ♂ folgendermaßen:

Leghorn: ♀ IippFf — Negerhuhn: ♂ iiPPff

Gameten: Ipf, ipF × Gameten: iPf, iPf

F_1

♂ IiPpff — ♀ iiPpFf

Gameten: IPf, Ipf, iPf, ipf × Gameten: iPF, iPf, ipF, ipf

F_2

IPf iPF ♀	IPf iPf ♂	IPf ipF ♀	IPf ipf ♂
Ipf iPF ♀	Ipf iPf ♂	Ipf ipF ♀	Ipf ipf ♂
iPf iPF ♀	iPf iPf ♂	iPf ipF ♀	iPf ipf ♂
ipf iPF ♀	ipf iPf ♂	ipf ipF ♀	ipf ipf ♂

Und ebenso lassen sich dann die anderen Resultate ableiten. Es ist klar, daß damit also ein Fall gegeben ist, der einesteils genau wie der Abraxasfall verläuft, andernteils dadurch kompliziert wird,

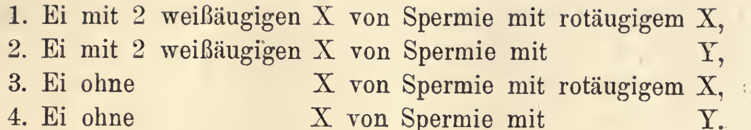
daß der geschlechtsbegrenzt vererbte Faktor I mit einem gewöhnlich vererbten P zusammenarbeitet. Der Fall wird daher auch ohne weiteres klar, wenn wir annehmen, daß I im X-Chromosom und P in einem anderen Chromosom liegt.

Niemand, der unvoreingenommen die vorstehend im Umriß geschilderten Tatsachen betrachtet, kann sich wohl dem Eindruck entziehen, daß der Schluß, daß geschlechtsbegrenzte Charaktere im X-Chromosom vererbt werden und daß das Mendelschema der Geschlechtsvererbung eine symbolische Ausdrucksweise für den Mechanismus der Geschlechtschromosomen ist, auf gesunder Basis ruht. Heute können wir aber noch mehr sagen; wir können behaupten, daß ein unwiderleglicher experimenteller Beweis gelungen ist. Bridges[1] vermochte diesen, wieder an Drosophila, zu führen. Wir erinnern uns, daß weiße Augen eine geschlechtsbegrenzte Mutation waren und daß daher weißäugige Weibchen mit wilden rotäugigen Männchen gekreuzt ausschließlich rotäugige Weibchen und weißäugige Männchen ergaben (Übers-Kreuz-Vererbung). In bestimmten Kreuzungen dieser Art erschienen nun außer den erwarteten Formen[2] noch eine Anzahl unerwartete, nämlich außer etwa 47,5 % roten Weibchen und ebensovielen weißen Männchen noch 2,5 % weiße Weibchen und ebensoviele rote Männchen. Wo kamen nun diese 5 % unerlaubte Tiere her? Bridges fand nun heraus, daß man dies Resultat erklären könne, wenn man annimmt, daß bei der Reifeteilung der Eier eine Abnormität stattgefunden habe. Eigentlich soll ja ein X-Chromosom im Ei verbleiben und eines in einen Richtungskörper gehen. Es könnte nun sein, daß fälschlicherweise beide X-Chromosomen in den Richtungskörper gehen oder beide im Ei bleiben. Würden nun solche Eier eines weißäugigen Weibchens von einem rotäugigen Männchen befruchtet, so ergäbe sich folgende Situation (s. Fig. 43). Wir hätten zwei Arten von Eiern, eine mit zwei X-Chromosomen, jedes den Charakter weißäugig tragend, und eine ohne X-Chromosomen. Wir hätten ferner zwei Sorten von Samenzellen: eine mit dem X-Chromosom, das den Charakter Rot enthält, und eine mit dem Y-Chromosom. Die Befruchtung ergibt somit die vier in der Figur dargestellten Möglichkeiten, nämlich es wird befruchtet:

---

1) Bridges, C. B., Non-disjunction as Proof of the Chromosome Theory of Heredity. Genetics, V. I. 1916.

2) Eigentlich war bei den Versuchen eine andere geschlechtsbegrenzte Mutation (vermilion) benutzt worden. Für die Darstellung ist das gleichgültig, weshalb wir das Beispiel „weiße Augen“ weiterhin benutzen.



1. Ei mit 2 weißäugigen X von Spermie mit rotäugigem X,
2. Ei mit 2 weißäugigen X von Spermie mit Y,
3. Ei ohne X von Spermie mit rotäugigem X,
4. Ei ohne X von Spermie mit Y.

Fig. 43. Schema des primären Auseinanderweichens der X-Chromosomen von Drosophila. Erklärung im Text. Nach Bridges

Es ist nun klar, daß Nr. 2 ein weißäugiges Weibchen (mit einem überzähligen Y-Chromosom) ist und Nr. 3 ein rotäugiges Männchen (ohne Y-Chromosom). Nr. 1 wäre ein Weibchen mit 3 X und Nr. 4 ein Individuum ohne X. Wenn nun 1 und 4 nicht lebensfähig wären, so wäre das Resultat erklärt, da ja 2 und 3 die unerwarteten Tiere sind. Wenn wir nun die hier erzeugten weißen Weibchen

betrachten, so haben sie zum Unterschied von normalen ♀ ja 2 X- und ein Y-Chromosom. Ihre Nachkommenschaft muß also auch anders sein als die normaler Weibchen. Wenn in der Synapsis-

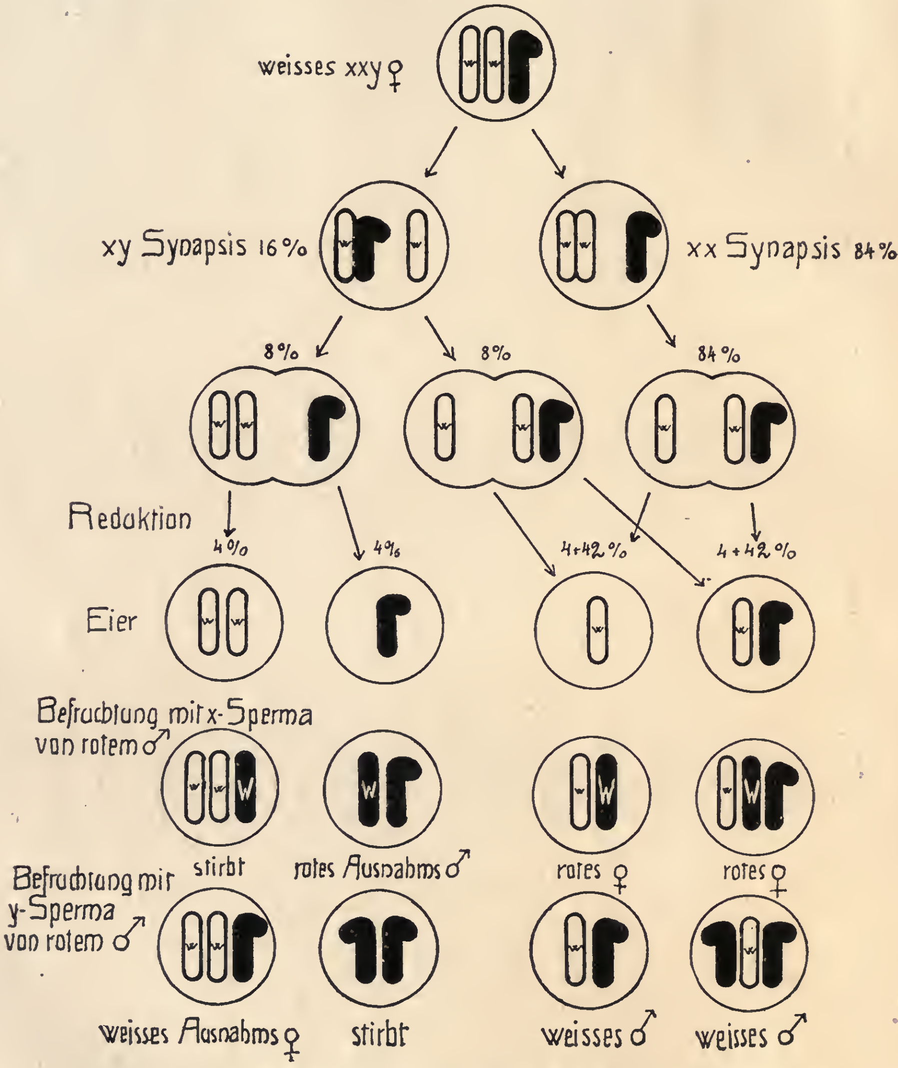


Fig. 44. Schema des sekundären Auseinanderweichens der X-Chromosomen bei Drosophila. Erklärung im Text. Nach Bridges

periode die väterlichen und mütterlichen Chromosomen konjugieren, so können sich entweder die beiden X vereinigen oder ein X konjugiert mit einem Y und das zweite X bleibt ungepaart, wie es das

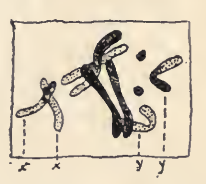
Schema Fig. 44 darstellt. Bei der Reduktionsteilung können dann vier Sorten von Eiern entstehen, wie die Figur zeigt, nämlich solche mit 2 X, mit 1 Y, mit 1 X und mit XY. Das X-Chromosom trägt aber in allen Fällen den Charakter weißäugig. Werden diese Eier nun mit den Spermatozoen eines wilden Männchens befruchtet, die ja zur Hälfte das rotäugige X und zur anderen Hälfte ein Y enthalten, so können die 8 im Schema eingezeichneten Kombinationen zustandekommen, nämlich:

1. zwei weißäugige X- und ein rotäugiges X-Chromosom,
2. ein Y-Chromosom und ein rotäugiges X-Chromosom,
3. ein weißäugiges X- und ein rotäugiges X-Chromosom,
4. ein weißäugiges X-, ein rotäugiges X-Chromosom und ein Y-Chromosom,
5. zwei weißäugige X- und ein Y-Chromosom,
6. zwei Y-Chromosomen,
7. ein weißäugiges X- und ein Y-Chromosom,
8. ein weißäugiges X- und zwei Y-Chromosomen.

Von diesen müßten nun sein Nr. 3, 4 rotäugige Weibchen, Nr. 7, 8 weißäugige Männchen, Nr. 5 weißäugige Weibchen, das sind wieder die erwarteten, und ebenso Nr. 2 rotäugige Männchen. Nr. 1 und 6 aber wären wohl nicht lebensfähig. Die Extraweibchen würden also in der nächsten Generation wieder alle vier Sorten erzeugen. Das Zahlenverhältnis der unerwarteten Tierklassen zu den erwarteten würde natürlich reguliert durch die relative Häufigkeit, mit der die beiden Arten von Synapsis eintreten. So weit die Grundgedanken von Bridges' Erklärung mit Hilfe der Annahme des Nichtauseinanderweichens (non-disjunction) des X-Chromosomenpaares im Ei.

Wie kann nun der Beweis für die Richtigkeit der Theorie geliefert werden? Einmal dadurch, daß demonstriert wird, daß die unerwarteten weißen Weibchen von der vermutlichen Beschaffenheit XXY wieder das gleiche abnorme Resultat nach Befruchtung mit rotäugigen Männchen liefern. Dies war in der Tat immer der Fall. Auf der anderen Seite müssen die unerwarteten rotäugigen Männchen des Experiments sich wie normale Männchen verhalten, da sie ja die gleiche Faktorenkonstitution haben, wie das Schema zeigt. Sie tun es auch. Von den rotäugigen Weibchen aber muß es zwei Typen geben (Schema Nr. 3 und 4), von denen der eine (3) ein gewöhnliches für Rot heterozygotes Weibchen ist, der andere aber abnorme Chromosomenbeschaffenheit hat. Es läßt sich nun natürlich berechnen, welche Resultate bei irgendeiner Kreuzung mit

diesen zwei Weibchenarten zu erwarten sind, und sie wurden auch erhalten. Sodann finden sich auch zwei Sorten von weißäugigen Männchen, nämlich Nr. 7 und 8 des Schemas. Das erstere ist ganz normal und muß entsprechende Resultate geben. Das zweite hat zwei Y-Chromosomen und kann daher Samenzellen mit XY produzieren; wenn diese ein Ei mit X befruchten, werden Weibchen mit XXY erzeugt, und das sind ja wieder Weibchen, die bei ihrer Fortpflanzung die Ausnahmeklassen produzieren. Die Ergebnisse des Experiments entsprechen der Erwartung. Der entscheidende Punkt ist nun natürlich der zelluläre Nachweis, daß Weibchen, die, nach den experimentellen Resultaten zu schließen, XXY enthalten sollen, wirklich in ihren Geschlechtszellen zwei X- und ein Y-Chromosom besitzen. Und dies ist tatsächlich der Fall. Fig. 40 S. 61 gibt ein Bild der normalen Chromosomenverhältnisse von Drosophila und Fig. 45 zwei Chromosomengruppen eines XXY- und eines XXYY-Weibchens wieder. Die Abbildung spricht für sich selbst. Wir betrachten diese hervorragende Arbeit als den definitiven Schlußstein der Lehre von dem Mechanismus der Geschlechtsvererbung; die hier gebrachten Beweise stehen auf dem Niveau eines physikalischen Experimentalbeweises.



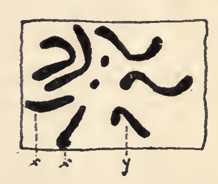


Fig. 45. Chromosomenbestand von XXYY und XXY Individuen von Drosophila. Nach Bridges

e) Anhang. Polyembryonie und Geschlechtsverteilung

Dem Material, das die Aufklärung des Verteilungsmechanismus der Geschlechter brachte, sollten auch die biologischen Tatsachen in betreff Zwillingsbildung und Polyembryonie zugefügt werden. In gewissen Tiergruppen findet sich die merkwürdige Erscheinung, daß die embryonalen Keime auf frühen Entwicklungsstadien sich spalten und so mehr als einem Embryo den Ursprung geben. Bei dem Gürteltier, Dasypus novemcinctus, entstehen so vier Embryonen aus einem Ei, bei D. hybridus eine unregelmäßige größere Zahl.[1] Bei gewissen Wespenarten der Gruppe Chalcididen, deren Eier sich parasitisch in Lepidopteren entwickeln, findet ein ähnlicher Prozeß statt, wobei bis an die tausend Wespen aus einem Ei entstehen

1) Zusammenstellung der Tatsachen bei Newman, H. H., The Biology of Twins. Chicago 1917.

können.[1] In beiden Fällen sind sämtliche aus einem Ei hervorgehende Individuen des gleichen Geschlechts, wie es die Theorie erfordert.

f) Schlußfolgerung

Das Resultat der vorhergehenden Erörterungen kann nun folgendermaßen zusammengefaßt werden: die normale Verteilung der beiden Geschlechter auf die Nachkommenschaft erfordert das Vorhandensein eines diese Verteilung regelnden Mechanismus. Die Vererbungsexperimente haben gezeigt, daß dieser Mechanismus den Charakter einer Mendelschen Rückkreuzung hat, indem ein Geschlecht stets heterozygotisch, das andere homozygotisch für einen Geschlechtsfaktor ist. Das erstere bildet zwei Arten von Gameten, ist heterogametisch, das letztere nur eine Art, ist homogametisch. Die Geschlechtsvererbung beruht somit auf einem alternativen Mechanismus, der es bedingt, daß stets ein Geschlecht zweierlei Gameten bildet. Ein solcher ist nun in der eigenartigen Verteilungsweise der Geschlechtschromosomen sichtbar gegeben und wir dürfen diese daher als die Vehikel betrachten, auf denen die maßgebenden Substanzen, die Geschlechtsfaktoren, stets in geordneter Weise verteilt werden. Kommt in den Bereich dieses Mechanismus irgendeine andere Erbqualität, so muß sie ihm folgen und wird in dieser oder jener Weise geschlechtsbegrenzt vererbt. Wollen wir solche Fälle dann in der Terminologie der Bastardlehre betrachten, so müssen in die gewöhnliche Behandlungsweise der mendelnden Erbfaktoren dem Chromosomenmechanismus analog arbeitende Mechanismen eingeführt werden, die sich als die Annahmen der Faktorenabstoßung, Koppelung und geschlechtsbedingter Dominanz darbieten. Doch ist das ja nur eine Form, in jener symbolischen Weise Mechanismen ausdrückbar zu machen, wie sie uns in der Chromosomenverteilung sichtbar entgegentreten. Die mendelistische Interpretation und die Chromosomentatsachen sind daher das gleiche Ding in zwei verschiedenen Sprachen gesprochen.

Der Mechanismus für die normale Verteilung der beiden Geschlechter ist somit vollständig aufgeklärt.

1) Marchal, E., Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. Arch. zool. exp. gén. 1904. Weitere Arbeiten von Silvestri, Hegner, Patterson.

B. Die Physiologie der Geschlechtsvererbung

Wir haben uns bisher nun ausschließlich um den Mechanismus bekümmert, der das richtig verteilt, auf dessen Anwesenheit die Differenzierung der beiden Geschlechter beruht. Wollten wir unser Problem mit der Organisation eines Bahnhofs vergleichen, so haben wir die Schienenstränge und Weichensysteme studiert, die dafür sorgen, daß die Züge richtig fahren. Wir haben aber uns noch nicht darum gekümmert, wie die Züge zusammengesetzt sind, welche Kraft sie bewegt und was sie befördern. So müssen wir nun einen Schritt weiter gehen und das nächste der Geschlechtsprobleme in Angriff nehmen, die Frage, was durch jenen Mechanismus verteilt wird und in welcher Weise es Geschlechtsdifferenzierung bewirken kann.

a) Geschlechtsfaktoren

Wir haben in dem vorausgehenden Kapitel bereits eine bestimmte Annahme über die vom Mechanismus verteilten Dinge gemacht, als wir sie als eine Art mendelnder Faktoren behandelten. Und so ist es denn auch die herrschende Anschauung, daß ein paar mendelnder Faktoren die Entscheidung über das Geschlecht bringt. Will man nun aber dieser allgemeinen Ausdrucksweise einen speziellen Inhalt geben, so ist das nicht so leicht, als es zuerst erscheint. Das Nächstliegende ist natürlich, sich auf den naiven Standpunkt der ersten Periode des Mendelismus zu stellen und in einem Faktor den Träger für eine ganz bestimmte Eigenschaft zu sehen. Dann müßte man einen Geschlechtsfaktor als den Träger der Eigenschaft Männlichkeit oder Weiblichkeit auffassen, wie das auch vielfach geschehen ist. Sehen wir in Kürze einmal, wohin das führt.

Nehmen wir für die Geschlechtsvererbung die mendelistische Formel Mm = ♂ mm = ♀ an, so müßte also das X-Chromosom des ♂ der Träger des Faktors für Männlichkeit M sein. Nun haben wir aber gesehen, daß die Spermatozoen, die das X-Element besitzen, weibchenerzeugend sind, es müßte also das ♀ ebenfalls ein M haben, was in der Formel nicht der Fall ist. So geht es also nicht. Man ist deshalb auf einen anderen Ausweg verfallen: So wie das Weibchen in diesem Fall zwei X-Chromosomen besitzt und das Männchen nur eines, so muß bei Übertragung auf die Mendelfaktoren das Weibchen zwei und das Männchen einen solchen Bestimmungsfaktor

besitzen. Das kann aber dann nur der Weiblichkeitsfaktor F sein; das Weibchen hieße dann FF und das Männchen Ff. Die Konsequenz davon ist also die Annahme, daß das Männchen in seinem X-Chromosom einen Weiblichkeitsbestimmer führt. Trotzdem ist es aber das Männchen, es muß also f, d. i. das Fehlen des Weiblichkeitsfaktors, dominant sein über sein Vorhandensein und dadurch ein Männchen bedingen. Das ist aber einfach absurd.

Nicht viel erfreulicher ist ein weiterer Weg, der ebenfalls begangen wurde.[1] Er sieht nun wieder von der presence-absence-Theorie ab. Das Weibchen wird hier als ein Bastard zwischen Männlichkeit und Weiblichkeit mit dominanter Weiblichkeit betrachtet und könnte somit W (M) geschrieben werden. Es müßte dann von seinen beiden X-Chromosomen eines M und eines W tragen. Das Männchen dagegen enthielte in seinem X-Chromosom nur den Männlichkeitsbestimmer M, dem ein Partner fehlt. Nun bildet das Weibchen zwei Arten von Gameten, nämlich solche mit M und solche mit W, ist also heterogametisch. Das Männchen aber bildet ebenfalls zwei Gametenarten, solche mit M (im X-Chromosom) und solche mit nichts. Bei freier Befruchtungsmöglichkeit müßten also vier Kombinationen entstehen können, darunter MM, also ein Männchen mit zwei X-Chromosomen, und W, also ein Weibchen mit nur einem X-Element. Beides gibt es aber nicht. Es bleibt also nur die Möglichkeit der selektiven Befruchtung übrig, d. h. die Annahme, daß ein Ei mit W nur vom Spermatozoon mit M und ein Ei mit M nur vom Spermatozoon ohne X-Element befruchtet werden kann. Eine solche selektive Befruchtung ist aber sehr unwahrscheinlich, zum mindesten gänzlich unbewiesen und damit nicht annehmbar, sie hat denn auch nicht viele Anhänger gefunden.

Doch wir wollen das nicht weiter führen und auch die Konsequenzen nicht weiter diskutieren, da heute wohl niemand mehr diesen naiven Standpunkt teilt. Er hätte auch schon von vornherein unmöglich sein müssen, angesichts der Tatsache, daß bereits die vormendelsche Forschung, z. B. Darwin und Weismann, wußte, daß jedes Geschlecht imstande ist, die Charaktere des anderen zu entwickeln, wie die hahnenfedrige Henne und der Eunuch demonstrieren. Beide Geschlechter müssen daher die Anlagen für jedes von ihnen enthalten, und der heterozygote-homozygote Geschlechtsfaktor, der

1) Diskussion siehe bei Wilson, E. B., Studies on Chromosomes III. Journ. Exp. Zool. 3. 1906. Castle, W. E., A Mendelian view of sex-heredity. Science 29, 1909.

auf den Geschlechtschromosomen verteilt wird, ist ein Geschlechtsbestimmer, ein Geschlechtsdifferentiator, der entscheidet, welche der beiden Anlagen zum Vorschein kommt, wie dies zuerst von Correns[1] scharf hervergehoben wurde. Die zellulären Tatsachen führen aber zu einer noch vorsichtigeren Formulierung. Die oben angeführten Ergebnisse der Chromosomenforschung und andere, die uns noch später begegnen werden, zeigten nämlich, daß die Entscheidung über das Geschlecht im wesentlichen davon abhängt, ob die befruchtete Eizelle ein oder zwei X-Chromosomen enthält und daß dieses rein quantitative Verhältnis entscheidend ist, nicht die Qualität des in den Chromosomen enthaltenen. Am deutlichsten kommt dies in den oben ausführlich dargestellten Versuchen von Bridges zum Ausdruck. Die verschiedenen abnormen Kombinationen (s. Fig. 44) zeigen, daß es für das Resultat gänzlich gleichgültig ist, ob eine Samenzelle bei der Befruchtung eigentlich männchen- oder weibchenbestimmend sein sollte. Ein Spermatozoon mit X-Chromosom sollte eigentlich ein Weibchen erzeugen; aber mit einem Ei ohne X erzeugt es ein Männchen. Ein Spermatozoon mit Y sollte ein Männchen erzeugen, aber mit einem Ei mit zwei X-Chromosomen erzeugt es ein Weibchen. Entscheidend ist somit ausschließlich das Vorhandensein von zwei X- oder ein X-Chromosom, was Wilson[2] und andere Zytologen dazu führte, unabhängig von der Faktorenlehre, das Vorhandensein von einer oder zwei Portionen X-Substanz für das Entscheidende zu erklären.

Diese kurzen Betrachtungen zeigen uns, daß eine Einsicht in das Wesen der Geschlechtsvererbung die Lösung folgender Fragen voraussetzt: Welcher Art ist der Prozeß, der es zu Wege bringt, daß von den in jedem zweigeschlechtlichen Organismus vorhandenen Anlagen beider Geschlechter nur eine normalerweise in Erscheinung tritt? Wie kann dieser Prozeß mit der Faktorenlehre und dem Heterozygotie-Homozygotieschema in Einklang gebracht werden? Welche Rolle spielt dabei der quantitative ein X- zwei X-Chromosomen-Mechanismus? Was ist der ganze Prozeß physiologisch betrachtet?

Wir glauben, daß auf diese Fragen nahezu völlig befriedigende Antworten gegeben werden können, die sich von Experimenten mit

---

1) Correns, C., in G. Mendels Briefe an C. Naegeli. Abh. K. Sächs. Ges. Wiss. Math.-phys. Kl. 29, 1905.

2) Wilson, E. B., Studies on Chromosomes III. Journ. Exp. Zool. 3. 1906.

einer Erscheinung ableiten lassen, die wir insgesamt das Phänomen der Intersexualität nennen. Ihm wenden wir uns daher jetzt zu.

b) Experimentelle Intersexualität

Als gelegentliche Abnormitäten, in freier Natur gefunden, wie künstlich im Experiment hervorgerufen, sind schon lange Individuen bekannt, deren Geschlechtscharaktere, sowohl die äußerlichen sogenannten sekundären Geschlechtszeichen als auch die Geschlechtsdrüsen selbst, mehr oder minder große Beimischungen von Charakteren des anderen Geschlechts zeigen. Sie können, wenn wir die Individuen als Ganzes betrachten, eine vollständige Reihe bilden, die lückenlos von einem Geschlecht zum anderen führt. Sie sind unter den verschiedensten Namen als Abnormitäten bekannt, wie Hermaphroditen, Gynandromorphe, hahnenfedrige Vögel usw., Bezeichnungen, die aber gewöhnlich verschiedenartige Erscheinungen durcheinanderwerfen. Die experimentelle Analyse erlaubt es jetzt, eine besonders wichtige Gruppe herauszunehmen und sie als das Phänomen der Intersexualität zu behandeln, das unserer Ansicht nach das Problem der Physiologie der Geschlechtsbestimmung so ziemlich gelöst hat.

1. Vorbemerkungen

Um die Bedeutung der Erscheinung richtig bewerten zu können, müssen wir uns über einen Punkt erst völlig klar werden, einen speziellen Teil des großen Determinationsproblems. Die Ergebnisse der Experimentalforschung der letzten Jahrzehnte haben gezeigt, — wenn wir uns ausschließlich auf die Punkte beschränken, die für das Geschlechtsproblem in Betracht kommen, — daß wir im Tierreich zwei große Gruppen zu unterscheiden haben in bezug auf die Determination der Geschlechtscharaktere. Der ersten Gruppe gehören vor allen Dingen die Insekten an. Bei ihnen ist, soweit kekannt, mit der Befruchtung definitiv alles auf das Geschlecht Bezügliche determiniert. Das heißt also, daß mit vollzogener Befruchtung entschieden ist, welches Geschlecht mit der Gesamtheit seiner Attribute sich entwickeln wird, oder auch, wie wir schon zufügen können, welche sexuelle Zwischenstufe. Eine jede Zelle, die sich von dem befruchteten Ei ableitet, ist somit unwiderruflich sexuell determiniert und irgendeine Beeinflussung eines Teils durch einen anderen ist ausgeschlossen. Dieser Schluß konnte zuerst aus Versuchen erschlossen werden, die sich mit dem Verhältnis der Geschlechtsdrüsen zu den übrigen Geschlechtsattributen, den sogenannten sekundären

Geschlechtscharakteren befaßten, und konnte in allen weiteren Versuchen, besonders denen über Intersexualität, bestätigt werden.

Das klassische Objekt für diesen Typus sind die Schmetterlinge, wie aus den in ihren Resultaten völlig übereinstimmenden Versuchen von Oudemans, Kellogg, Meisenheimer, Kopeč, Prell mit Sicherheit hervorgeht.[1]

Meisenheimer, der die von Oudemans mit Erfolg inaugurierten Versuche auf breiter Basis weiterführte, arbeitete mit dem Schwammspinner Lymantria dispar. Bei diesem Schmetterling, wie auch bei vielen anderen Insekten, sind die Geschlechtsdrüsen schon auf frühen Raupenstadien differenziert, lange ehe die erst im Schmetterling auftretenden äußeren Geschlechtsdifferenzen sichtbar werden. Diese bestehen in diesem Fall darin, daß das große Weibchen weiße Flügel mit unscharfen dunklen Binden besitzt, während das kleine Männchen braun gezeichnete Flügel aufweist. Wurden nun in den Raupen die Geschlechtsdrüsen zerstört, so übte dies auf das Kleid des daraus sich entwickelnden Falters gar keinen Einfluß aus: auch die Schmetterlinge aus kastrierten Raupen, die demnach keine Geschlechtsdrüsen besaßen, zeigten ihre typischen sekundären Charaktere. Nun wurde geprüft, ob vielleicht die Anwesenheit der entgegengesetzten Drüse einen Einfluß ausüben könne. Männliche Raupen wurden also ihres Hodens beraubt und dafür ihnen der Eierstock einer anderen Raupe eingesetzt, und ebenso umgekehrt. Die falschen Geschlechtsdrüsen entwickeln sich in diesem Fall ganz normal weiter. Die sekundären Geschlechtscharaktere blieben aber gänzlich unbeeinflußt; es kommen z. B. typisch männliche Falter mit allen ihren Eigenheiten zum Vorschein, die dabei den ganzen Leib voller reifer Eier haben. Es wäre nun noch die Möglichkeit vorhanden, daß die Zerstörung oder Transplantation der Geschlechtsdrüsen auf einem zu späten Stadium vorgenommen wurde, so daß ihr Einfluß auf das Soma bereits abgeschlossen war. Hegner konnte diesem Einwande begegnen, indem er die Geschlechtsdrüse bereits in ihrer Embryonalanlage — die Insekten haben eine typische Keimbahn — zerstörte, ohne daß dadurch eine Beeinflussung der sekundären Geschlechts-

1) Oudemans, J. Th., Falter aus kastrierten Raupen, Zool. Jahrb. (Syst.) 12. 1899. — Meisenheimer, J., Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Jena 1909. — Kopeč, V. L., Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. Entwicklungsmech. 36. 1913. — Kellogg, V. L., Influence of the primary reproductive organs etc. J. Exp. Zool. 1. 1904. — Prell, H., Über die Beziehungen zwischen primären und sekundären Sexualcharakteren bei Schmetterlingen. Zool. Jahrb. 35. 1915. (Allg. Abt.)

charaktere eintrat. Meisenheimer erreichte die gleiche Wirkung auf anderem Weg. Er stellte das frühe embryonale Stadium für ein in Betracht kommendes Organ, die Flügel, gewissermaßen künstlich her, indem er ihre Anlagen, die Imaginalscheiben, zerstörte und sie so zur Neuentwicklung durch Regeneration zwang. Den gleichen Tieren war vorher eine Geschlechtsdrüse des entgegengesetzten Geschlechts nach Entfernung der eigenen implantiert worden. Der regenerierte Flügel erwies sich dann immer als der für das ursprüngliche Geschlecht zu erwartende. Diese Versuche zeigen also mit Sicherheit, daß die Geschlechtsdrüsen und bestimmte für das Geschlecht charakteristische somatische Eigenschaften voneinander völlig unabhängig sein können.

Dem zweiten Typus gehören Vögel, Säugetiere und gewisse Wirbellose an. Eines der anziehendsten Kapitel der neueren Physiologie ist die Lehre von der inneren Sekretion[1], dem Einfluß der Ausscheidung gewisser Drüsen, wie Hypophyse, Thyreoidea, Thymus, Geschlechtsdrüse auf Bau, Entwicklung und Funktion des Organismus. Es sei etwa auf den Einfluß der Schilddrüsenfunktion auf die Metamorphose der Amphibien[2] oder des gleichen Organs auf die Ausbildung eines körperlich wie psychisch normalen Menschen hingewiesen. Die betreffenden Tatsachen zeigen, daß in der Determination der Organe und ihrer Funktionen bei dieser Gruppe eine Zwischenstufe eingeschoben ist. Bei den Insekten enthält jede Zelle alles zur Determination Nötige und ist somit in dieser Beziehung vom übrigen Organismus unabhängig. Bei der hier betrachteten Gruppe aber ist ein zentrales Organ, die betreffende innersekretorische Drüse vorhanden, die ihrerseits erst die zur Vollendung der Determination notwendigen Stoffe, die sogenannten Hormone liefert. Wir haben also hier eine höhere Stufe der Entwicklung vor uns, indem gewisse Entwicklungsprozesse der unabhängigen Tätigkeit einzelner Zellen genommen und durch die Tätigkeit eines Zentrums koordiniert und reguliert werden. Das Verhältnis der beiden Typen ist somit, um ein Beispiel als Parallele zu benutzen, das gleiche, wie das eines Staates, in dem jede Provinz einen eigenen Rechtskodex besitzt, zu dem eines Staates mit Einheitsrecht. Nun sind die sekundären Geschlechtscharaktere Körperattribute, die sich so ziemlich auf jeden Teil des Körpers beziehen. Und ihre spezifische Ausbildung,

1) Biedl, A., Innere Sekretion. 2. Aufl. Berlin u. Wien 1913.

2) Gudernatsch, J. F., Feeding experiments on tadpoles. Arch. Entwicklungsmech. 35. 1913.

ob männlich oder weiblich, wird in dieser Gruppe auch durch eine innere Sekretion reguliert, die ihren Sitz innerhalb der Geschlechtsdrüsen hat. Ein Kastrationsexperiment, ähnlich dem vorher von Schmetterlingen betrachteten, hat daher ein ganz andersartiges Resultat. Der Ausfall der typischen inneren Sekretion läßt die Charaktere des betreffenden Geschlechts hier verschwinden und die Transplantation der entgegengesetzten Drüse ruft die des anderen Geschlechts hervor, wie wir bald im einzelnen sehen werden.

Wenn somit in beiden Gruppen die Erscheinung vorkommen kann, die wir als Intersexualität bezeichneten, so muß sie in der ersten Gruppe bereits mit der Befruchtung festgelegt sein, zygotisch sein, während sie in der zweiten Gruppe durch den Zustand der inneren Sekretion bedingt wird, hormonisch ist. Es ist zu erwarten, daß die erste Gruppe, die zygotische Intersexualität, als die physiologisch einfachere Erscheinung uns auch klarere Einsicht in das Phänomen gewähren wird.

2. Zygotische Intersexualität

Die experimentelle Erzeugung zygotischer Intersexualität und ihre ziemlich vollständige Analyse ist in unseren Untersuchungen[1] an Lymantria dispar, dem Schwammspinner gegeben.

Insektenzüchter wußten schon lange — ausführliche Mitteilungen sind besonders von Standfuß[2] gegeben —, daß bei Spezieskreuzungen von Schmetterlingen, ja auch bei Kreuzung geographischer Varietäten relativ häufig sexuelle Abnormitäten auftreten, die als Hermaphroditen oder Gynandromorphe verzeichnet werden. Außerdem weiß jeder Sammler, daß ähnliche Abnormitäten gelegentlich in der Natur vorkommen. Eine relativ häufige derartige Erscheinung ist das Auftreten von sogenannten Farbenzwittern des Schwammspinners. Dieser Falter ist nun ausgezeichnet durch eine sehr starke Verschiedenheit der beiden Geschlechter, ferner durch eine sehr weite geographische Verbreitung, die das Vorhandensein distinkter geographischer Varietäten begünstigt. So bot er sich als geeignetes Experimentalobjekt dar, das auch alle Hoffnungen erfüllte.

1) Goldschmidt, R., Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I. Ztschr. ind. Abst. 7. 1912. — II. Ibid. 11. 1914. — Ders., Experimental Intersexuality and the sex-problem. Amer. Nat. 50. 1916. — Ders., A further contribution to the theory of sex. Journ. exp. Zool. 22. 1917. — Ders., Intersexuality and the endocrine aspect of sex. Endocrinology I. 1918. — Ders, Untersuchungen über Intersexualität. Ztschr ind. Abst. Bd. 23. Im Druck.

2) Standfuß, M., Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge. Jena 1896.

Es wurden zunächst Kreuzungen zwischen europäischen und japanischen Rassen durchgeführt. Das erste Grundresultat, das vor uns bereits ein Amateurzüchter, Brake, erhalten hatte, war, daß aus der Kreuzung japanischer Weibchen mit europäischen Männchen normale Nachkommenschaft hervorging; die reziproke Kreuzung aber, europäische Weibchen mit japanischen Männchen, ergab F_1-Tiere, von denen alle Männchen normal waren, während die Weibchen verschiedenartige Mischungen von weiblichen und männlichen Charakteren zeigten, intersexuell waren. Waren solche Weibchen noch fruchtbar, so konnte die F_2-Generation erhalten werden, und hier trat dann eine Spaltung in zur Hälfte normale, zur Hälfte intersexuelle Weibchen ein. Die reziproke Kreuzung ergab aber auch in F_2 ebenso wie in F_1 nur normale Weibchen, dagegen war nun hier ein gewisser Prozentsatz von Männchen intersexuell. Dies zeigt nun schon, daß beide Geschlechter die Charaktere des anderen zu entwickeln imstande sind, wenn durch Kreuzung in ihrer Erbmasse bestimmte, normalerweise nicht vorhandene Kombinationen zustande gebracht werden. Es liegt also zygotische Intersexualität vor. Es zeigt weiterhin, daß derjenige oder diejenigen Faktoren, die damit zu tun haben, mendelistisch vererbt werden, da Intersexualität typisch spaltet. Die weitere Verfolgung des Problems brachte dann einen dritten entscheidenden Tatsachenkomplex zum Vorschein. Es ist die Tatsache, daß es viele verschiedene Rassen von europäischen, amerikanischen und japanischen dispar gibt, die sich typisch unterscheiden in bezug auf den oder die Faktoren, die die Intersexualität bedingen. Dies äußert sich darin, daß das Maß der Intersexualität, also die mehr oder minder weitgehende Entwicklung von Charakteren des anderen Geschlechts, ein typisches ist für eine bestimmte Kreuzung. Kreuzungen von zwei bestimmten Rassen ergeben nur schwache, von zwei anderen nur mittlere, von anderen nur hochgradige Intersexualität, und so kann in vorausbestimmbarer Weise jede Stufe von einem Weibchen zu einem Männchen und umgekehrt erzeugt werden. Am Anfang einer solchen Reihe müssen natürlich Kombinationen liegen, die nur normale Nachkommenschaft liefern, und am Ende solche, bei denen ein Geschlecht vollständig in das andere umgewandelt ist. Im einzelnen sind die Hauptergebnisse in bezug auf weibliche Intersexualität die folgenden[1]: Da ist zunächst

1) Die Bezeichnung der Rassen im folgenden bezieht sich nur auf den Ort, von dem unser erstes Material vom betreffenden Verhalten herstammte.

die japanische Rasse Gifu. Kreuzen wir Männchen dieser Rasse mit Weibchen der japanischen Rasse Kumamoto, so sind sämtliche F_1-Weibchen leicht intersexuell. Die Antennen werden leicht gefiedert, auf den weißen Flügeln tritt ein wenig von der braunen männlichen Färbung auf, der Eierschatz ist ein wenig reduziert, aber die Kopulationsorgane und Instinkte sind normal und daher Fortpflanzung möglich. Nehmen wir nun dieselben Männchen von Gifu und kreuzen sie mit Weibchen der japanischen Rasse Hokkaido oder der europäischen Rasse Schneidemühl, so sind die F_1-Weibchen etwas mehr intersexuell (s. Fig. 46). Alle sekundären Geschlechtscharaktere sind mehr männlich; die Instinkte sind aber noch weiblich, die Männchen werden angezogen, aber eine Befruchtung ist organisch nicht mehr möglich, obwohl genügend reife Eier vorhanden sind. Befruchten wir nun wieder mit dem gleichen Männchen von Gifu Weibchen der Rasse Fiume, so erhalten wir in F_1 recht hochgradig intersexuelle Weibchen. Die sekundären Geschlechtscharaktere sind fast männlich. Die Instinkte stehen etwa in der Mitte zwischen den Geschlechtern, Kopulation findet nicht mehr statt und wäre auch unmöglich, dagegen haben die Tiere noch einen unentwickelten Eierstock. Nun haben wir eine andere japanische Rasse (unbekannter Herkunft); kreuzen wir deren Männchen mit den Schneidemühl-Weibchen so erhalten wir in F_1 hochgradig intersexuelle Weibchen; äußerlich sind sie kaum mehr von Männchen zu unterscheiden, obwohl genaue Untersuchung noch einen Einschlag weiblicher Charaktore zeigt (s. Fig. 46). Die Instinkte sind völlig männlich. Die Geschlechtsdrüse zeigt nun alle Übergänge von einem Eierstock bis zu einem richtigen Hoden mit reifen Spermatozoen. Ein solches Übergangsstadium ist in Fig. 47 abgebildet. Nun bleibt nur ein Schritt übrig, nämlich eine Kreuzung, bei der alle Weibchen in Männchen verwandelt sind. Und dies wird in der Tat stets erhalten, wenn wir die Männchen von zwei weiteren japanischen Rassen, Ogi und Aomori, mit den Weibchen Schneidemühl, Fiume oder Hokkaido kreuzen. In Fig. 46 ist eine Reihe weiblicher Intersexualität, wie sie hier geschildert wurde, abgebildet.

Wenn wir uns nun klar machen wollen, was diese Tatsachen zu bedeuten haben, so ist vor allem zunächst auf folgende Punkte Gewicht zu legen: Sowohl die Eier wie die Samenzellen aller dieser zur Kreuzung verwandten Rassen sind ganz normal in bezug auf die Geschlechtsvererbung. Denn in der richtigen Kombination geben sie normale Geschlechtsresultate. Da sie aber in anderen Kombina-



Fig. 46. Ansteigende Serie intersexueller Weibchen von L. dispar
a beginnende, *b*, *c* schwache, *d*, *e* mittlere, *f—h* starke, *i* höchstgradige Intersexualität, *k* Männchen

tionen abnorme Sexualität liefern, so müssen die entscheidenden Stoffe in irgendeiner Art aufeinander eingestellt sein. Nun wird eine Intersexualitätsreihe erhalten, wenn ein und dieselbe Rasse als Vater mit verschiedenen Rassen von Weibchen gekreuzt wird. Aber auch wenn ein und dieselbe Rasse als Mutter mit einer Serie verschiedener Männchen gekreuzt wird, kommt ein typisch verschiedenes Resultat zustande, das zu einer Intersexualitätsserie angeordet werden kann. Und das zeigt, daß wir mit Dingen zu tun haben, die in irgendeinem typischen Quantitätsverhältnisse zueinander stehen. Nun wissen wir ferner, daß die weibliche Intersexualität nur bei Kreuzung in einer Richtung erzeugt wird und in F_2 spaltet, daß aber die umgekehrte Kreuzung normal ist und in F_2 in bezug auf die Männchen spalten kann. Dies alles führt nun konsequenterweise zu folgender Erklärung: 1. Jedes Geschlecht besitzt die Anlagen für beide Geschlechter, denn beide können intersexuell werden. 2. Welches von ihnen in Erscheinung tritt, wird bei der Befruchtung entschieden. 3. Die normale Entscheidung ist, wie wir wissen, an den X — 2 X-Mechanismus gebunden. Da er aber nicht verhindert, daß Intersexualität und sogar Umwandlung eines Geschlechts in das andere stattfindet, so kann es nicht die Tatsache des Vorhandenseins dieser Chromosomen resp. der in ihnen enthaltenen Faktoren sein, was entscheidend wirkt, sondern ihre quantitative Wirkung. 4. Das F_1-Resultat und die Spaltung zeigen — wir erinnern uns, daß das X-Chromosom des Weibchens bei weiblicher Heterozygotie vom Vater stammt —, daß einer der für die Ausbildung des aktuellen Geschlechts

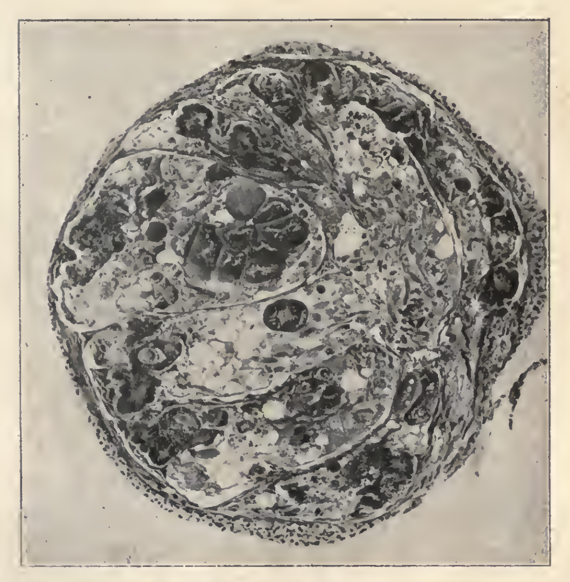


Fig. 47. Schnitt durch die Geschlechtsdrüse eines höchstgradig intersexuellen ♀ von Lymantria dispar L. mit degenerierenden Eiern und der Umbildung in Hodengewebe. Die grobe Struktur ist die eines Hodens

entscheidenden Faktoren im X-Chromosom vererbt wird, in unserem Fall mit weiblicher Heterozygotie. 5. Das Resultat der reziproken Kreuzung (und der noch nicht näher geschilderten männlichen Intersexualität) zeigt, daß die für das Geschlecht mitverantwortliche andere Gruppe von Faktoren rein mütterlich vererbt wird und das kann mit einiger Wahrscheinlichkeit als Vererbung im Plasma des Eies bezeichnet werden, mag aber auch Vererbung im Y-Chromosom sein. 6. Die Tatsache, daß die gleiche Weibchenrasse mit verschiedenen Männchenrassen verschiedene Resultate gibt, zeigt, daß der im X-Chromosom gelegene Faktor quantitativ verschieden ist in jenen Rassen. 7. Die Tatsache, daß die gleiche Männchenart mit verschiedenen Rassen von Weibchen verschiedene Resultate gibt, beweist, daß die im Ei vererbten Geschlechtsfaktoren ebenfalls quantitativ verschieden sein können.

Fassen wir diese Schlüsse nun in der so klaren symbolistischen Ausdrucksweise des Mendelismus zusammen, die uns erlaubt Vererbungsmechanismen einfach zu beschreiben, so kommen wir zur folgenden Formulierung. Beide Geschlechter enthalten die Faktoren für jedes Geschlecht. Beide Anlagen vermögen in jedem Fall in Erscheinung zu treten. Welche tatsächlich erscheint, hängt ausschließlich von dem quantitativen Verhältnis beider ab. Wenn wir wieder F für den Weiblichkeitsfaktor benutzen und M für den Männlichkeitsbestimmer, so ist die Faktorenformel für die beiden Geschlechter (F) Mm = Weibchen : (F) MM = Männchen. Das Weibchen ist heterozygot im Männlichkeitsfaktor, der im X-Chromosom gelegen ist, das Männchen aber homozygot. Der Weiblichkeitsfaktor wird rein mütterlich, im Plasma des Eies oder im Y-Chromosom, jedem Ei gleichmäßig mitgegeben. F und M wirken unabhängig voneinander und mit einer quantitativ bestimmten Stärke, die wir ihre Valenz nennen wollen. Und die höhere Valenz ist entscheidend für das Resultat. Die Quantitäten sind aber derartig, daß ein M schwächer ist als F und daher in der weiblichen Konstitution nicht zur Wirkung kommt, zwei M aber stärker als F und daher in der männlichen Formel sich durchsetzen. Um dies und das Folgende klar zu machen, nehmen wir nun einmal an, wir könnten diese Valenzen messen. Und wir finden dann, daß die Weiblichkeitsanlage (F) 80 Einheiten stark ist, während einem Männlichkeitsfaktor die Wirkungskraft 60 zukommt. In der weiblichen Formel (F) Mm ist dann das F um 20 stärker als das M, in der männlichen Formel (F) MM sind dagegen die zwei M mit dem Wert 120 um 40 stärker

als der weibliche Anteil. Nun sind zwei Möglichkeiten gegeben: Entweder genügt das kleinste Überwiegen eines Teils über den anderen, um letzteren zu unterdrücken; oder aber es ist ein bestimmtes Minimum nötig, um eine Geschlechtsanlage über die andere triumphieren zu lassen, ein epistatisches Minimum. Nehmen wir nun an, dies Minimum betrage 20 Einheiten, dann haben wir ein Weibchen, wenn (F) — M = > 20, und ein Männchen, wenn MM — (F) = > 20; oder anders ausgedrückt: wenn wir die Differenz zwischen den Valenzen beider Anlagen e nennen, dann sind die Grenzwerte von e für die beiden Geschlechter + 20 und — 20. Dies kann graphisch ausgedrückt werden, wie es Fig. 48 zeigt,

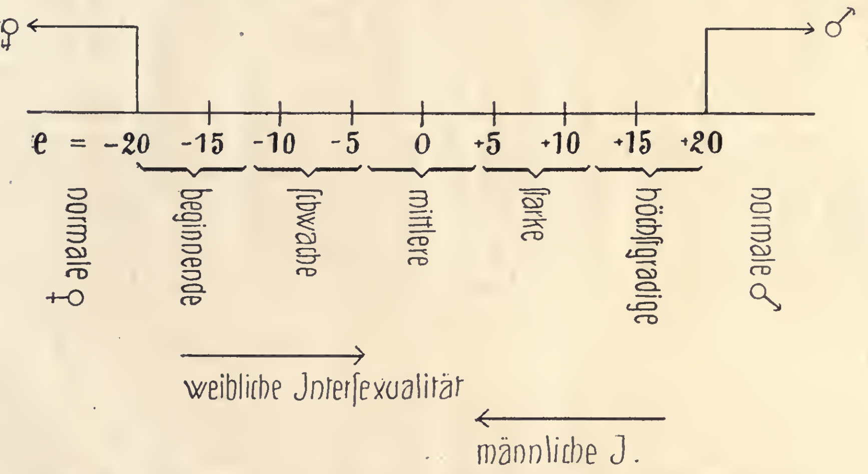
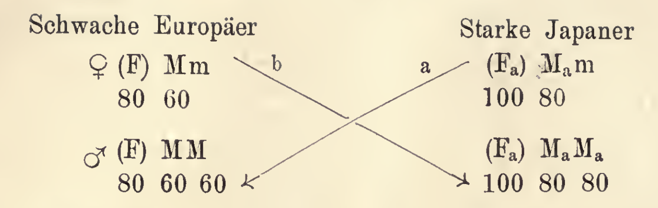


Fig. 48. Schematische Darstellung der Intersexualitätstypen als Ausdruck der Valenzdifferenzen F minus M

indem die Werte für e auf einer Geraden angeordnet werden. Individuen rechts von + 20 sind Männchen, links von — 20 sind Weibchen, und die dazwischen liegenden sind die intersexuellen Formen. Sind sie heterozygot für M, dann sind sie intersexuelle Weibchen, sind die homozygot für M, dann sind sie intersexuelle Männchen.

Wie erklärt dies nun den Grundversuch? Angenommen, wir haben zwei Rassen, die beide normal sind in bezug auf die quantitative Relation ihrer Geschlechtsfaktoren, die sich aber in den absoluten Werten der Valenzen unterscheiden. Wir sprechen dabei der Einfachheit halber von starken Formen, wenn die Valenz von M relativ hoch ist, und entsprechend von schwachen Formen. Wir könnten dann die folgenden Valenzverhältnisse finden:



Es ist klar, daß beide Rassen, wenn rein gezüchtet, sexuell normal sind. Kreuzen wir nun ein japanisches Weibchen mit einem europäischen Männchen (Pfeil a), dann ist F_1:

F_1 ♀ (F_a) Mm — 100 60 F_1 ♂ (F_a) M_aM — 100 80 60

Der Wert e beträgt dann + und — 40, beide Geschlechter sind normal. Die reziproke Kreuzung aber (Pfeil b) gibt in F_1:

F_1 ♀ (F) M_am — 80 80 F_1 ♂ (F) M_aM — 80 80 60

Hier ist nun beim Weibchen e $= 80 - 80 = 0$. Die Weibchen sind also intersexuell, genau halbwegs zwischen den Geschlechtern. Dies

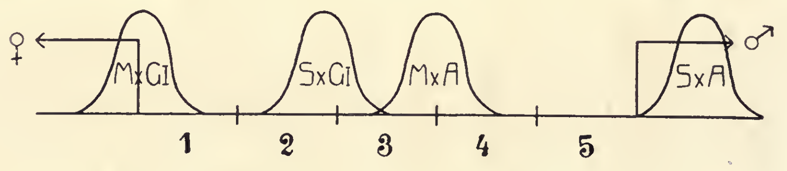


Fig. 49. Intersexualitätsgleichung. Erklärung im Text

erklärt nun ohne weiteres die Resultate der verschiedenen Kreuzungen, die oben aufgezählt wurden. Die Reihenfolge des Wertes für M bei den genannten Rassen ist:

Schwache Rassen: alle Europäer, Japaner Hokkaido und Südjapaner.

Starke Rassen: mittel Gifu, sehr stark Ogi, Aomori.

Und für den Wert von (F) ist die schwächste Rasse Fiume, dann folgen Schneidemühl und Hokkaido, dann die Südjapaner, wie sich in allen weiteren Versuchen bestätigen läßt. Vielleicht die klarste Demonstration ist die folgende: Wir haben gesehen, daß die Weibchen der schwachen Rasse Fiume gekreuzt mit den mittelstarken Männchen Gifu ziemlich stark intersexuelle Weibchen in F_1 liefern. Die gleichen Weibchen ergeben aber mit den starken Männchen Aomori nur Männchen. Die japanischen Weibchen von Kumamoto ergeben mit den gleichen Männchen von Gifu ganz schwache weibliche Intersexualität in F_1. Dann müssen diese Weibchen, nun mit

Aomori-Männchen gekreuzt, etwa mittlere Intersexualität liefern, was auch der Fall ist. Das Schema Fig. 49, dem von Fig. 48 entsprechend, erläutert dies ohne weiteres.

Wir sind nun bisher über die intersexuellen Männchen hinweggegangen. Fig. 50 gibt eine Serie männlicher Intersexualität wieder, wie sie aus verschiedenen F_1- und F_2-Resultaten zusammengestellt werden kann. Wir wollen sie aber nicht mit gleicher Ausführlichkeit behandeln. Es ist ja ohne weiteres klar, daß jede Kombination, bei der in der Formel (F) MM ein hochwertiges F mit niederwertigem M verbunden werden kann, zu intersexuellen Männchen führen muß. Es genügt festzustellen, daß sie auch nach Erwartung produziert werden.

Bevor wir nun in der Analyse weiter gehen, wollen wir uns erst kurz klarmachen, wie weit dies uns in bezug auf das Problem dieses Abschnitts, das Wesen der Geschlechtsvererbung zu ergründen, geführt hat. Wir haben wieder den einfachen Erbmechanismus der Heterogametie — Homogametie vorgefunden. Wir sahen aber, daß die Anwesenheit des Geschlechtsdifferenziators in homozygoter oder heterozygoter Form allein nicht genügt, über das Geschlecht zu entscheiden. Es war vielmehr eine bestimmte Quantität der Aktion dieser Faktoren nötig, um sie gegen die gleichzeitige selbstständige Aktion der Faktoren des anderen Geschlechts aufkommen oder unterliegen zu lassen. Der normale Geschlechtsvererbungsmechanismus sorgt für die Richtigkeit des quantitativen Verhältnisses, in dem er den einen Komplex konstant läßt (das mütterlich vererbte [F]), und den anderen regulär in halber oder ganzer Quantität (M oder MM, ein X-Chromosom — 2 X-Chromosomen) verteilt. Können aber diese Quantitäten in einem sonst gleichbleibenden System absolut verändert werden, so kann keine Faktoren- oder Chromosomenkonstitution es verhindern, daß eine andere und schließlich entgegengesetzte Sexualität erzielt wird. Wir wissen somit jetzt, daß der Geschlechtsvererbungsmechanismus der Heterogametie-Homogametie ein Mechanismus ist, der dafür sorgt, daß die geschlechtsdeterminierenden Substanzen für beide Geschlechter in einem bestimmten quantitativen Verhältnis verteilt werden, so daß der einen oder anderen Substanzgruppe das Übergewicht verliehen wird. Dies bedeutet, daß wir nunmehr einen Schritt gemacht haben in der Richtung auf ein physiologisches Verständnis dessen, was der Mechanismus bezweckt. Und es ist klar, daß dieses Problem vollständig gelöst würde, wenn wir wüßten, was jene ge-

schlechtsbestimmenden Substanzen sind und wie ihre quantiative Wirkung zu verstehen ist. Eine weitere Analyse der zygotischen Intersexualität gibt auch auf diese Frage bereits eine Antwort.



Fig. 50. Serie intersexueller Männchen von Lymantria dispar L. von gerade beginnender bis starker Intersexualität

Der Begriff der Intersexualität könnte die Vorstellung erwecken, daß ein intersexuelles Individuum in jedem Teil seines Körpers eine bestimmte Stufe zwischen den beiden Geschlechtern einnimmt. Schon

die obige Beschreibung ließ erkennen, daß das nicht der Fall ist. Es verhalten sich vielmehr die einzelnen Organe verschieden; eines ist noch normal, wenn das andere schon intersexuell ist. Nur rein quantitative Charaktere wie die Fiederlänge der Antennen zeigen bestimmte Zwischenstufen. Intersexualität ist also hier sozusagen ein makroskopisches Phänomen, ein Begriff für den Gesamthabitus des Individuums, das in Wirklichkeit aber eine Art Mosaik verschiedener Geschlechtigkeit darstellt. Es zeigt sich nun, daß die einzelnen Organe in einer ganz bestimmten Reihenfolge intersexuell werden, und zwar ist diese Reihenfolge genau die umgekehrte von der der embryonalen Differenzierung. Die Organe, die zuerst angelegt und differenziert werden, wie die Geschlechtsdrüsen, werden zuletzt umgewandelt und diejenigen, die sich zuletzt differenzieren, wie Flügelfärbung, werden zuerst verschoben. Die genaue Analyse dieser Tatsache hat nun zu der Aufdeckung dessen geführt, was wir das Zeitgesetz der Intersexualität nennen: Ein Intersex ist ein Individuum, das sich bis zu einem gewissen Zeitpunkt als Weibchen (resp. Männchen) entwickelt hat und von diesem Drehpunkt an seine Entwicklung als Männchen (resp. Weibchen) vollendet. Das ansteigende Maß der Intersexualität ist ein Ausdruck der fortschreitenden Rückverlegung des Drehpunktes; der intersexuelle Zustand der einzelnen Organe ist bestimmt durch die zeitliche Lage ihrer Differenzierung vor oder nach dem Drehpunkt.

Damit ist nun folgende Situation gegeben:

1. Intersexualität kommt zustande, wenn an einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung, dem Drehpunkt, eine Reaktion stattfindet, die wir die Umschlagsreaktion nennen können, die in ihrem physiologischen Effekt darin besteht, daß sie die alternativen Differenzierungsvorgänge zwingt, im Zeichen des anderen Geschlechts zu verlaufen: Die weibliche Differenzierung springt in die männliche um oder umgekehrt.
2. Der Zeitpunkt des Einsetzens der Umschlagsreaktion ist maßgebend für das Maß der Intersexualität, je früher er liegt, um so höher der Grad der Intersexualität.
3. Das Auftreten der Umschlagsreaktion während der Entwicklung ist genetisch bedingt durch erbliche Eigenschaften der zur Kreuzung benutzten Rassen.
4. Die dabei in Betracht kommenden Erbfaktoren der geschlechtlichen Differenzierung unterscheiden sich voneinander in ihrer Valenz = Quantität.

5. Intersexualität wird genetisch produziert, wenn die Faktoren der männlichen und weiblichen Differenzierung quantitativ nicht richtig aufeinander abgestimmt sind.
6. Das Maß der Intersexualität ist genau proportional der Höhe dieser quantitativen Unstimmigkeit.

Daraus nun folgt:

a) Das normale Geschlecht wird dadurch bedingt, daß die gesamten Differenzierungsprozesse im Zeichen des physiologischen Einflusses verlaufen, der von dem oder den Faktoren des betreffenden Geschlechts hervorgerufen wird.

b) Da in verschiedenen Individuen entweder der männliche oder weibliche Differenzierungseinfluß herrschend ist, bei Intersexualität aber beide Einflüsse im selben Individuum aufeinander folgen können, so besteht der normale Geschlechtsvererbungsmechanismus darin, dem einen Einfluß die Oberhand zu geben.

c) Da Intersexualität durch das Auftreten der Umschlagsreaktion während der Entwicklung bedingt ist, und dies Ereignis durch abnorme quantitative Verhältnisse der Faktorenkombination herbeigeführt wird, so muß normalerweise die beherrschende Reaktion für das aktuelle Geschlecht schneller verlaufen als für das nicht erscheinende Geschlecht. Weibliche Intersexualität kommt somit zustande, wenn die neben der beherrschenden weiblichen Reaktion verlaufende männliche Reaktion schneller verläuft, als sie normalerweise sollte (umgekehrt bei männlicher Intersexualität), und je schneller sie verläuft, je früher der Drehpunkt, je höher die Intersexualität.

d) Es sind somit koordiniert Quantität der Erbfaktoren und Geschwindigkeit einer Reaktion.

Welches ist nun die die Differenzierung beeinflussende Reaktion? Darauf könnten wir eigentlich an diesem Punkt noch keine Antwort geben, aber wir greifen ein wenig den Erörterungen vor. Die einzige bekannte physiologische Aktivität, die hier paßt, ist die Hormonenwirkung. Hormone der Geschlechtsdrüse sind, wie die folgenden Kapitel ausführen, imstande, das Wesen der geschlechtlichen Differenzierung zu ändern, Hormone der Schilddrüse zwingen die Kaulquappe irgendwelchen Alters zu metamorphosieren. Wir schließen somit, daß die von den Geschlechtsfaktoren bedingte, mit bestimmter Geschwindigkeit verlaufende Reaktion die Produktion der Hormone der geschlechtlichen Differenzierung ist. Im Weibchen verläuft die

Produktion der weiblichen Hormone schneller als die der männlichen, umgekehrt im Männchen, und die in größerer Quantität vorhandenen Hormone beherrschen die Differenzierung. Normalerweise werden somit die Hormone des anderen Geschlechts so langsam produziert, daß sie eine entscheidende Quantität erst nach Abschluß der Entwicklung erreicht haben würden. Wird diese Produktion aber durch das Vorhandensein der höheren Quantität Erbfaktor beschleunigt, so fällt der Zeitpunkt, an dem diese Hormone das quantitative Übergewicht bekommen, noch in die Zeit der Entwicklung; das ist der Drehpunkt. Die Umschlagsreaktion ist also der Eintritt des Übergewichts der Hormone des entgegengesetzten Geschlechts.

Wenn nun die Geschlechtsfaktoren Dinge sind, die mit einer Reaktion zusammenhängen (nämlich der Produktion der Hormone der geschlechtlichen Differenzierung), welche mit einer Geschwindigkeit verläuft, die der absoluten Quantität jener Faktoren proportional ist, so besagt das, daß die Erbfaktoren Dinge sind, die dem Massengesetz der Reaktionsgeschwindigkeit folgen.[1] Nun müssen wir aber annehmen, daß Substanzen-Faktoren, die in Chromosomen übertragen werden, ein außerordentlich geringes Volumen einnehmen, das in keinem Verhältnis zu dem Maß des Effekts steht, den sie bedingen. Und so ist es wohl das Nächstliegende, zu schließen, daß sie Enzyme oder Stoffe von gleicher chemischer Ordnung wie die Enzyme sind, Stoffe, die eine spezifische Reaktion proportional ihrer Quantität beschleunigen. Somit ist also die Lösung des Problems der zygotischen Intersexualität zu der wir vordringen konnten, die: Jedes befruchtete Ei besitzt normalerweise die beiderlei Erbfaktoren, deren Aktivität für die Differenzierung des einen oder anderen Geschlechts erforderlich ist. Diese Geschlechtsfaktoren sind Enzyme oder Körper von ähnlichem physikalisch-chemischen Charakter. Jedes dieser Enzyme, das der männlichen wie das der weiblichen Differenzierung, ist notwendig für die Ausführung (Beschleunigung) einer Reaktion, deren Produkt die spezifischen Hormone der geschlechtlichen Differenzierung sind. Bei Formen mit weiblicher Heterozygotie, wie es der Schwammspinner ist, wird das weibliche Enzym, wie wir kurz sagen wollen, rein mütterlich vererbt, so daß

1) Wir benutzen diese in der physikalisch-chemischen Literatur nicht übliche Bezeichnung der bekannten Gesetzmäßigkeit wegen ihrer Prägnanz. In der englischen Literatur wird sie öfters benutzt.

jedes Ei identisch ist in bezug auf den Weiblichkeitsfaktor. Das männliche Enzym ist der nach dem bekannten Heterozygotie-Heterogametieschema mit dem X-Chromosom der Hälfte der Eier aber allen Spermatozoen überlieferte Geschlechtsfaktor. Absolute wie relative Quantität der beiden Enzyme ist ein festgelegter Erbcharakter einer Rasse. Der Mechanismus der Geschlechtsvererbung, der darin besteht, daß die zu Männchen bestimmten Eier zwei X-Chromosomen, zwei Faktoren M, zwei Dosen männliches Enzym erhalten, die zu Weibchen bestimmten aber nur eines, einen, eine, ist hiermit ein Mechanismus, der dafür sorgt, daß zu Anfang der Entwicklung einer bestimmten, stets gleichen Quantität weiblichen Enzyms entweder n oder zwei n-Maßeinheiten des männlichen Enzyms gegenüberstehen. Diese Quanten sind nun so dosiert, daß die Quantität q des weiblichen Enzyms größer ist als n des männlichen: die Produktion der Hormone der weiblichen Differenzierung eilt somit bei dieser Kombination voraus, die Entwicklung ist weiblich. Umgekehrt ergeben zwei n des männlichen Enzyms eine höhere Konzentration als q des weiblichen, die Hormone der männlichen Differenzierung werden schneller produziert und ein Männchen entwickelt sich bei dieser Kombination. Der X-Chromosomen (Heterozygotie-Homozygotie)-Mechanismus erweist sich somit als eine ideale Methode des Ausgleichs der Relation zweier Reaktionsgeschwindigkeiten.

Da das Entscheidende die Relation zweier Quantitäten ist, so können die absoluten Quantitäten sehr verschieden sein, solange nur die richtige Relation gewahrt ist und solange die resultierenden Reaktionsgeschwindigkeiten in Harmonie sind mit den Zeitverhältnissen der Entwicklung. In der Tat erweisen sich verschiedene Rassen verschieden in bezug auf die absoluten Quanten der Enzyme. Werden aber solche Rassen gekreuzt, so wird die notwendige quantitative Relation gestört und das männliche Enzym kann relativ zu konzentriert sein für das weibliche Quantum, selbst im 1n-Zustand. Oder umgekehrt mag das weibliche Enzym zu konzentriert sein im Verhältnis zum männlichen, selbst im 2n-Zustand. Und dann werden die Produkte des zu konzentrierten Enzyms zu schnell ge-

bildet, ihre wirksame Quantität wird noch innerhalb der Entwicklungsperiode erreicht, Intersexualität tritt ein.

Als wir oben die mendelistisch-formale Analyse des Phänomens durchführten, zeigte es sich, daß die Annahme unmöglich ist, daß das einfache Überwiegen der Valenz der männlichen Faktoren über die weiblichen (oder umgekehrt) zur Erklärung ausreicht. Sie würde Geschlechtsumkehr erklären, aber nicht die verschiedenen Stufen der Intersexualität. Wir mußten deshalb das epistatische Minimum einführen, die Annahme, daß ein quantitativ bestimmter Minimalüber-

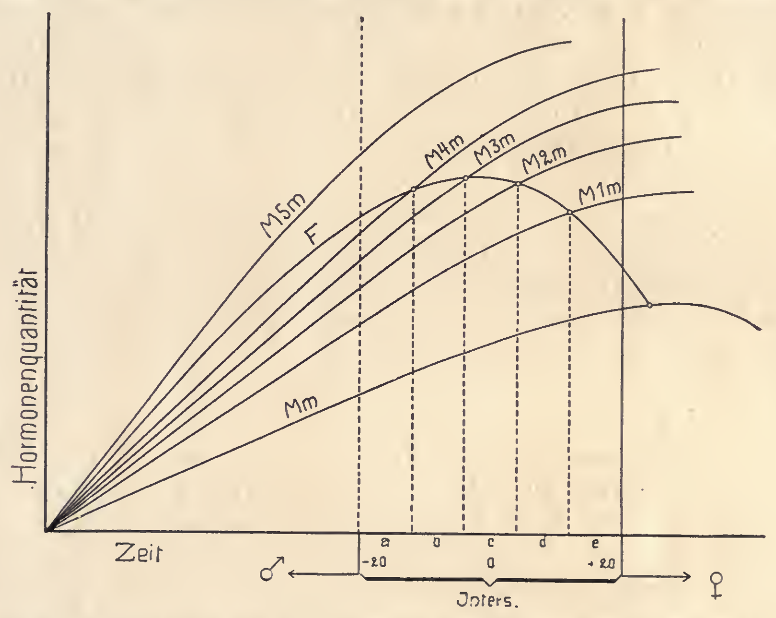


Fig. 51. Kurvenschema zur physiologischen Interpretation der Intersexualität. Erklärung im Text

schuß einer Quantität über die andere nötig ist, um über das Geschlecht zu entscheiden. Wenn wir diese symbolische Sprache nun in reale umsetzen, so heißt es, daß die hohe Ausgangskonzentration eines der beiden Enzyme nicht definitiv zu seinen Gunsten entscheidet, sondern daß ein Minimum dieser Differenz nötig ist, um die völlige Entscheidung — reine Geschlechter — herbeizuführen und daß zwischen den beiden Minima für M-F und F-M eine Serie von Werten dieser Differenz liegen, die die Intersexualität bedingen. Da wir nun wissen, daß Intersexualität entsteht, wenn die Quantität der Hormone einer Sorte größer wird als

die der anderen Sorte, und zwar während der Entwicklung, so besagt dies, daß die Kurven für die Produktion der männlichen oder weiblichen Hormone so gestaltet sein müssen, daß sie im Normalfall sich nicht während der Differenzierungszeit schneiden, daß aber die gleiche Art von Kurven bei Einfügung einer Variabeln, nämlich der Ausgangskonzentration, sich proportional (oder umgekehrt pro-



Fig. 52. Bistoniden, links ♂, rechts ♀. 1. Nyssia zonaria. 2. N. graecaria. 3. Poecilopsis rachelae. 4. Lycia hirtaria. 5. pomonaria ♂ × hirtaria ♀
Nach J. W. H. Harrison

portional) dem Wert der Variabeln noch während der Entwicklungszeit schneiden müssen. Die Kurven der Hormonenproduktion in den verschiedenen Intersexualitätsexperimenten (weibliche Int.) könnten also so aussehen, wie Fig. 51 zeigt, wobei wir die Entwicklungszeit als konstant annehmen, was ja in Wirklichkeit nicht der Fall ist (die betreffende Korrektur, also eine Verschiebung der Linie S-S = Ende der Differenzierung nach rechts oder links

kann leicht angebracht werden). F ist die Kurve der Produktion der weiblichen Hormone, Mm die der männlichen Hormone im Normalfall (für das Weibchen), M_1m, M_2m usw. die der männlichen Hormonenproduktion bei verschiedenen Graden weiblicher Intersexualität. Die Schnittpunkte der F- und M-Kurven bedeuten dann den „Drehpunkt“. Fällen wir von ihnen aus Lote auf die Abszisse, so erhalten wir das früher benutzte lineare Schema der Intersexualität.

Bisher war bei keinem anderen Fall eine so ausführliche Analyse möglich.[1] Es dürfte aber das Phänomen eine größere Verbreitung haben. Denn Harrison[2] hat bei Spezieskreuzungen von Biston Resultate erhalten, die hierher gehören. Seine Resultate sind in der Hauptsache: Jedes Männchen vom Hirtaria-Typus (s. Fig. 52) gekreuzt mit einem Weibchen der Graecaria-, Alpina- und Zonaria-Gruppe gibt ausschließlich männliche Nachkommenschaft. Die Kreuzung Zonaria-Weibchen + Rachelae-Männchen gibt Männchen und intersexuelle Weibchen. Die reziproke Kreuzung ist normal. Die Einzelheiten dieser wie weiterer Kreuzungen stimmen sehr schön zu der vorher ausgeführten Interpretation. Auch Kuttner und Banta[3] erhielten in einer Daphnidenkultur intersexuelle Individuen, und dieser Zustand wurde weitervererbt. Wie weit dieses Phänomen aber dem hier behandelten gleicht, läßt sich zurzeit nicht sagen. Es erscheint wahrscheinlicher, daß man es hier mit echtem Gynandromorphismus zu tun hat (s. später).

Das Studium der zygotischen Intersexualität hat somit uns gezeigt, wie das vom Mechanismus der Geschlechtsvererbung Verteilte geschlechtbestimmend wirkt. An einem Punkte aber mußte die Analyse aufhören: Welcher Art ist die in ihrer Geschwindigkeit festgelegte Reaktion, deren Ablauf die Entscheidung über das Geschlecht bringt? Wir haben bereits als Antwort gegeben, daß es die Produktion der Hormone der geschlechtlichen Gestaltung ist. Dieser Schluß kann aber erst mit dem Studium der hormonischen Intersexualität begründet werden, dem wir uns nun zuwenden.

---

1) Teilresultate, die im Tatsächlichen mit unseren übereinstimmen, sind erhalten worden von Brake, Standfuß und Schweitzer; s. Goldschmidt und Poppelbaum 1912, 1914.

2) Harrison, J. W. H. and Doncaster, L., On hybrids between moths of the geometrid subfamily Bistoninae etc. Journ. Genetics 3, 1914. — Harrison, J. W. H., Ibidem, 1916.

3) Banta, A. M., Sex intergrades in a species of crustacea. Proc. Nat. Ac. Sc. Washington. 1916.

3. Die hormonische Intersexualität

Wir sprechen von hormonischer Intersexualität, wenn sexuelle Zwischenstufen nicht durch die Beschaffenheit der Gameten, die sich zur Zygote vereinigen, hervorgebracht werden, sondern durch spezifische chemische Einflüsse, die man heute zusammenfassend als Hormonenwirkung beschreibt. Über die chemische Natur dieser Hormone läßt sich bekanntlich nichts sagen; es scheint, daß alle möglichen Substanzen als Hormone wirken können. Sie werden vielmehr charakterisiert durch die Wirkung, die sie auf Wachstum- und Differenzierungsvorgänge wie auf physiologische Funktionen ausüben. Die Art ihrer Produktion im Organismus ist keine einheitliche. Für das uns hier beschäftigende Problem kommen zunächst zwei Typen in Betracht, eine äußere Sekretion und die sogenannte innere Sekretion. Die letztere Erscheinung steht bekanntlich im Vordergrund des Interesses, wenn von Hormonen die Rede ist. Man versteht darunter eine chemische Funktion, die von bestimmten Organen, vor allem Thyreoidea, Thymus, Nebenniere, Hypophyse, Pankreas und Geschlechtsdrüse der Wirbeltiere ausgeübt wird und einen entscheidenden Einfluß auf Wachstum, Differenzierung und Funktion hat. Die klassischen Beispiele hierfür sind der Einfluß der Pankreashormone auf den Stoffwechsel und der Schilddrüsenhormone auf das Wachstum. Bei den Organismen nun, bei denen die in bestimmten Drüsen lokalisierte innere Sekretion für die normale Gestaltung und Funktion unerläßlich ist, also vor allem bei den Wirbeltieren, ist auch der spezielle Differenzierungsvorgang, der die Verschiedenheit der beiden Geschlechter bedingt, mehr oder minder abhängig von einer inneren Sekretion, deren Sitz die Geschlechtsdrüse ist. Aus dieser Tatsache folgt nun ohne weiteres, daß zunächst nur eine Beziehung der Hormone zu den äußeren Geschlechtsattributen, den sekundären Geschlechtscharakteren, der Betrachtung zugänglich ist. Die Geschlechtsdrüse selbst, und damit das Geschlecht, ist ja schon vorhanden, wenn eine spezifische Wirkung von der Drüse ausgehen soll. Nur unter besonderen Bedingungen kann es möglich sein, die Beziehungen der Hormonenwirkung zur gesamten Sexualität zu studieren, Versuche, denen natürlich die höhere Bedeutung zukommen muß. Wir wenden uns zunächst nun der ersteren Gruppe von Tatsachen zu, die die Bedeutung der Hormone der schon differenzierten Geschlechtsdrüse für die sekundären Geschlechtsmerkmale untersucht.

α) Innere Sekretion und sekundäre Geschlechtscharaktere

Bei Betrachtung der hierhergehörigen Tatsachen müssen wir uns vor allem über einen Punkt klar sein: Die innere Sekretion der Geschlechtsdrüsen ist ebenso wie die anderer Organe kein einfaches Phänomen. Sie greift vielmehr in verschiedenster Weise in Wachstumsprozesse und Funktionen des Körpers ein und steht selbst in engen Wechselbeziehungen zu den innersekretorischen Funktionen anderer Drüsen.[1] Wenn daher die Erscheinungen studiert werden, die nach Kastration oder Transplantation von Gonaden auftreten, so müssen jene allgemeinen physiologischen Verhältnisse wohl von denen geschieden werden, die für das Geschlechtsproblem wichtig sind. Das ist nicht immer geschehen und hat viel zur Verwirrung beigetragen. Auch ist nicht bedacht worden, daß verschiedene Organismenarten sich verschieden verhalten in bezug auf die Fähigkeit im ausgewachsenen Körper größere morphogenetische Veränderungen vorzunehmen und daß daher Schlußfolgerungen sich auf positiven und nicht auf negativen Resultaten aufbauen müssen. Wenn daher manche Autoren zu der Anschauung gelangen, daß die Kastrationsveränderungen an den sekundären Geschlechtscharakteren nur einen asexuellen oder einen jugendlichen Zustand bedingen oder den nicht weiter sexuell differenzierten allgemeinen Artcharakter, so stützen sie sich eben auf Fälle, die aus spezifischen Gründen nicht zu einem glatten Ergebnis geführt haben. Wenn es z. B. richtig ist, daß die Veränderung des Kehlkopfes beim Eunuchen ein Stehenbleiben der Entwicklung und nicht ein Einschlagen weiblicher Entwicklung ist, so hat dies Experiment zwar große Bedeutung für die Frage nach den Beziehungen zwischen Wachstum und innerer Sekretion, aber keine primäre Bedeutung für das Geschlechtsproblem. Wir halten uns deshalb für berechtigt, unsere Schlüsse nur aus positiven Resultaten zu ziehen.

Da liegen jetzt vor allem zwei Versuchsserien vor, die zu übereinstimmenden und unzweideutigen Ergebnissen geführt haben, die Kastrations- und Transplantationsexperimente an Säugetieren und Vögeln. Beide basieren auf einer Reihe längst bekannter Tatsachen, die schon Berthold zu der Aufstellung der Lehre von der inneren Sekretion der Gonade führten, nämlich die Veränderung der sekun-

1) Tandler, J. und Grosz, S., Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin 1913. — Harms, W., Experimentelle Untersuchungen über die innere Sekretion der Keimdrüsen. Jena 1914. — Biedl, A., Innere Sekretion. 2. Aufl. 1913.

dären Geschlechtscharaktere nach aus ökonomischen Gründen vorgenommener Kastration oder als Folge von Involution der Gonaden als pathologische oder Alterserscheinung. Das eklatanteste Beispiel ist die Hahnenfedrigkeit alter Hennen, Truthennen usw. Das systematische Studium hat nun folgendes ergeben:

Die erste klare Versuchsreihe sind Steinachs[1] außerordentlich wichtige Experimente an Nagetieren. Zu ihrem Verständnis sei aber erst ein Wort über den Sitz der inneren Sekretion vorausgeschickt. Wie Ancel und Bouin[2] zuerst feststellten und seitdem vielfach experimentell bewiesen wurde (z. B. Tandler, Steinach l. c.), ist der Sitz der inneren Sekretion in dem sogenannten interstitiellen Gewebe der Gonade (auch Leydigsche Zellen genannt) zu suchen. Durch Röntgenstrahlen oder Transplantation kann das eigentliche Samengewebe zerstört werden; wenn das interstitielle Gewebe erhalten bleibt, findet die normale Hormonenwirkung statt. Es ist somit die interstitielle Drüse innerhalb der Gonade, der die spezifische innersekretorische Wirkung zukommt (Fig. 53). Bei Säugetieren bewirkt nun Kastration, daß die normale Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere nicht weiter fortschreitet. Die spezifischen Hormone sind also zur vollen Entwicklung der sekundären Charaktere nötig. Ihr Fehlen ruft aber nicht etwa die Entwicklung der sekundären Charaktere des entgegengesetzten Geschlechts hervor. Steinach transplantierte nun in junge Ratten und Meerschweinchenmännchen nach der Kastration Eierstöcke. Wenn diese anheilten und ihr interstitielles Gewebe in Funktion treten konnte, so übte es jetzt seinen spezifischen Einfluß aus. Schon angelegte männliche Organe blieben in ihrer Entwicklung stehen oder bildeten sich zurück. Solche Organe aber, die noch weitere Wachstumsveränderungen erfahren können, bildeten sich in der weiblichen Richtung aus und wurden schließlich ganz weiblich. Das Endresultat war, daß solche „feminierte“ Männchen in Körpergestalt, Gewicht, Knochenbau, Behaarung ganz wie Weibchen aussahen. Ihre Brustdrüsen und Zitzen entwickelten sich wie bei einem Weibchen und sonderten schließlich sogar Milch ab; zugleich trat auch der Säugeinstinkt ein (Fig. 54). Sexuell verhielten sie sich den Männchen gegenüber genau wie

1) Steinach, E., Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen usw. Pflügers Archiv 144. 1912. Feminierung von Männchen und Maskulierung von Weibchen. Centrbl. Physiol. 27. 1913.

2) Ancel, P. et Bouin, P., Recherches sur la structure et la signification de la glande interstitielle etc. Arch. Zool. exp. S. 4. V. 2. 1904.

Weibchen und wirkten auf jene auch wie Weibchen. Es gelang aber auch das umgekehrte Experiment: Kastrierte Weibchen mit implantierten Hoden nahmen eine männliche Entwicklung. In Körperform, Aussehen und Sexualinstinkten glichen sie ganz Männchen und die Vaginalöffnung verschwand ganz oder teilweise.



Fig. 53. Schnitt durch einen Säugetierhoden mit Samenkanälchen und interstitieller Drüse. Nach Tandler-Grosz

Es ist klar, daß diese seitdem in den Einzelheiten noch beträchtlich erweiterten Untersuchungen[1] folgendes für das uns hier beschäftigende Problem besagen: Die volle Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere der Säugetiere ist von der Anwesenheit der spezifischen Hormone abhängig. Das

1) Steinach, W., Pubertätsdrüse und Zwitterbildung. Arch. Entwicklungsmechanik 42. 1916. — Lipschütz, A., Prinzipielles zur Lehre von der Pubertätsdrüse (hier weitere Zitate). Ibid. 44. 1918.

Vorhandensein der Hormone des entgegengesetzten Geschlechts läßt die weitere Entwicklung in der Richtung auf dieses weitergehen, macht den Organismus, soweit es morphogenetisch noch möglich ist, intersexuell.



a



b

Fig. 54. Feminiertes männliches Meerschweinchen; oben säugend; unten Demonstration der Zitzen. Nach Steinach

Mit diesen an Säugetieren gewonnenen Resultaten stimmen die positiven Resultate, die bei Vögeln erhalten wurden, prinzipiell überein. Der Hauptunterschied ist nur darin gegeben, daß es bei den Vögeln, wenigstens im weiblichen Geschlecht, oft gelingt, schon durch bloße Kastration das Auftreten der Charaktere des entgegen-



a

b

Fig. 55a. Rouenente. b Rouenerpel. Nach Goodale

gesetzten Geschlechts hervorzurufen. Besonders bei Enten ist dies eklatant, wie die nebenstehende Figur einer kastrierten Ente nach Goodale (Fig. 55) ohne weiteres zeigt. Die erfolgreichsten Versuche

in dieser Richtung konnte der gleiche Autor an Enten sowohl wie Hühnern ausführen.[1] Von Einzelheiten abgesehen, kann man sagen, daß im weiblichen Geschlecht Kastration das Auftreten männlicher Charaktere bedingt, deren Ausbildung graduell wechselt, so daß man eine gewisse Serie von Intersexualität erhält. Im männlichen Geschlecht gelingt aber die Feminierung nur nach Transplantation von Ovarien in das kastrierte Männchen, analog den Verhältnissen bei Säugetieren.



Fig. 55c. Kastrierte Ente. Nach Goodale

Leider ist nun das Problem der Beziehungen zwischen innerer Sekretion der Gonade und Geschlechtsentwicklung nicht so einfach, wie es auf Grund der berichteten Resultate scheinen möchte. Die Schwierigkeiten kommen von verschiedenen Seiten. Da ist einmal der Fall der Amphibien. Nahezu jede bisher ausgeführte Untersuchung hat zu etwas andersartigen Ergebnissen geführt.[2] Wir er-

---

1) Goodale, H. D., Gonadectomy. Carneg. Inst. Pub. Nr. 243. 1916.

2) Meisenheimer, J., Experimentelle Studien zur Soma und Geschlechtsdifferenzierung. II. Jena 1912. — Nußbaum, J., Hoden und Brunstorgane des braunen Landfrosches. Pflügers Arch. 126. 1909. — Smith, G., Studies in the experimental analysis of sex. V. VI. Qu. J. Micr. Sc. 56, 57. 1911. — Harms, W., Hoden- und Ovarialinjektionen bei Rana fusca-Castraten. Pflügers Arch. 133. 1919.

wähnen davon bloß, daß nach Meisenheimer transplantierte Ovarien ebenso wie Hoden die Entwicklung der männlichen Brunstorgane hervorrufen. Dies zeigt, daß die Gonadenhormone nicht so einfach wirken, wie wir es bisher dargestellt haben. Das gleiche aber zeigt sich, wenn wir die Situation bei Vögeln nochmals ins Auge fassen. Alte Vogelweibchen mit degenerierten Ovarien werden hahnenfedrig, ja es gibt Angaben, daß sie dann Hodengewebe entwickeln. Die gleiche Hahnenfedrigkeit tritt ein nach Kastration von Weibchen (Enten). Die Hormone des Eierstockes mußten also auch einen hemmenden Einfluß auf die Charaktere des anderen Geschlechts ausgeübt haben. Daß diese letzteren aber sich überhaupt nach Kastration entwickeln können, beweist, daß auch hier bei den Vögeln ebenso wie bei den Insekten die zentralisierte Hormonenproduktion nicht unerläßlich ist für die sexuelle Differenzierung. Das gleiche wird nun durch eine weitere wichtige Tatsache illustriert, nämlich das Vorkommen von Gynandromorphismus bei Vögeln. Wir werden später sehen, daß Gynandromorphe sexuelle Mosaikbildungen darstellen, hervorgerufen durch abnormale Verteilung der Geschlechtschromosomen. Die zelluläre Konstitution der einzelnen Körperteile entscheidet also ihr Geschlecht. Wären die Hormone der Gonade entscheidend, so wären solche Gynandromorphe bei Vögeln unmöglich, da ja die gleichen Hormone überall im Körper kreisen.

Doch damit sind die Schwierigkeiten noch nicht erschöpft. Da liegen Morgans[1] interessante Experimente an den Sebright-Bantamhühnern vor. Bei dieser Rasse sind die Hähne gefiedert wie die Hennen. Werden sie aber kastriert, so legen sie alsbald ein richtiges männliches Gefieder an (Fig. 56). Die Hormone des Hodens verhindern hier also die Entwicklung des männlichen Federkleides beim Männchen. Kreuzungen dieser Hühner mit normal gefiederten Rassen aber zeigen, daß diese spezifische Hormonenproduktion auf der Anwesenheit eines Mendelfaktors beruht. Schließlich sei noch erwähnt, daß nach Pearl und Boring[2] im Hoden der Hühner die interstitiellen Zellen nach dem 6. Monat völlig fehlen.

Wir müssen gestehen, daß im Augenblick die Schwierigkeiten, die diese Tatsachen einer einfachen Lösung entgegensetzen, noch nicht behoben sind, und daß noch manche Experimente nötig sind.

---

1) Morgan, Th. H., The nature of the Gene. Amer. Nat. 1917.

2) Boring, A. M. and Pearl, R., Sex studies IX. Anat. Record. 13. 1917.

Es scheint uns[1] — und dies betrachten wir nur als eine vorläufige Feststellung —, daß bei den Vögeln (wohl auch Amphibien) zwei ganz verschiedenartige Phänomene eng ineinander greifen und noch nicht völlig voneinander getrennt werden konnten. Das eine ist eine in der Gonade lokalisierte innere Sekretion, die das rhythmische Auftreten von Brunstorganen, Hochzeitskleid u. dgl. beeinflußt (Steinachs Pubertätsdrüse). Das geht aus den widerspruchsvollen Versuchen an Amphibien hervor, das zeigt sich in Goodales Be-



Fig. 56. Links normaler hennenfedriger Sebright-Bantamhahn. Rechts derselbe Vogel nach Kastration mit männlichem Federschmuck. Nach Morgan

funden, daß kastrierte Erpel das (dem des Weibchens ähnliche) Sommerkleid nicht anlegen und daß Kastration die ganze Mauser störend beeinflußt. Dieser Teil des Problems hat also, wie auch Goodale hervorhebt, wohl gar nichts mit dem Problem der Geschlechtsbestimmung zu tun. Er gehört vielmehr ins Gebiet der erblichen Rhythmen innerhalb der Sexualsphäre, wie Oestrus usw. Das andere Phänomen, das sich wohl mit diesem überschneidet, ist die Bedeutung der Geschlechtsdrüsenhormone für die geschlechtliche Differenzierung selbst.

1) Goldschmidt, R., Intersexuality and the endocrine aspect of sex. Endocrinology 2. 1918.

Wir glauben dies letztere vorläufig so verstehen zu sollen: Bei den Vögeln ist die genetische Situation ebenso wie bei den Insekten. Jede Zelle enthält von Beginn der Befruchtung an die beiden Geschlechtsenzyme, die innerhalb jeder Zelle die Produktion der Hormone der sexuellen Differenzierung ihrer Quantität proportional beschleunigen. Aber es besteht ein prinzipieller Unterschied zwischen Schmetterlingen und Vögeln. Das Insekt beendet seine Entwicklung mit einer einmaligen kurzen Geschlechtsperiode und stirbt dann, der Vogel aber erreicht langsam die sexuelle Reife und behält sie dann für Jahre. Wäre nun alles bei Insekten und Vögeln gleich in bezug auf die Geschlechtsbestimmung, dann müßte jeder Vogel im Laufe seines Lebens sein Geschlecht wechseln resp. intersexuell werden, nämlich in dem Moment, in dem die Kurve der langsamen Reaktion des anderen Geschlechts die der schnelleren Reaktion schneidet. Dies aber wird dadurch verhindert, daß die Geschlechtsdrüse hemmende Hormone produziert.[1] Sobald ihre Produktion aufhört (alte Vögel) tritt auch die Intersexualität ein, soweit es die Physiologie der Differenzierungsprozesse noch gestattet. Bei den Säugetieren aber ist vielleicht der letzte Schritt zur Zentralisation der Kontrolle der geschlechtlichen Differenzierung getan, indem die Produktion der Hormone der Geschlechtsdifferenzierung von den Einzelzellen auf die interstitielle Drüse der Gonade übergegangen ist. Ist dem so, dann wäre hier Gynandromorphismus unmöglich. Wie gesagt, wir betrachten all diese Punkte als noch nicht spruchreif und sind deshalb auch nicht zu weit auf die Einzelheiten eingegangen.[2] Für unsern Hauptzweck aber können wir das Nötige von dem wichtigen Fall echt hormonischer Intersexualität ableiten, dem wir uns nun zuwenden.

β) Echte hormonische Intersexualität

Es ist bisher nur ein einziger Fall bekannt, den man mit Sicherheit dieser Kategorie einordnen kann. Das ist die merkwürdige Erscheinung des „Hermaphroditismus“ eines Partners bei manchen Zwillingen des Rindes. Zwillingsgeburten beim Rind sind an und für sich nicht häufig. Vom Standpunkt der Sexualität gibt es dar-

---

1) Steinach hat für Säugetiere den Beweis erbracht, daß die Gonadenhormone (Pubertätsdrüse) die Entwicklung der Charaktere des andern Geschlechts hemmen, die des eigenen fördern.

2) Das Verhalten bei Säugetieren ist von Steinach und Lipschütz (Arch. Entwicklungsmech. 42, 44) ausführlich diskutiert.

unter vier Typen, nämlich: 1. zwei männliche, 2. zwei weibliche, 3. ein männliches und ein weibliches, und 4. ein normales männliches und ein geschlechtlich abnormes Kalb. Wenn beide Zwillinge nicht des gleichen Geschlechts sind, ist das letztere die Regel, der dritte Fall die Ausnahme. Das geschlechtlich abnorme Individuum, das nach Tandlers Angabe in den österreichischen Alpenländern Zwicke genannt wird[1] (englisch free-martin), ist meist in seinen äußeren Geschlechtscharakteren weiblich, in den inneren mehr männlich. Dieser Fall hat nun gleichzeitig und unabhängig voneinander durch Keller und Tandler und durch F. Lillie[2] eine sehr befriedigende Erklärung erfahren, durch die ihm ein wichtiger Platz in unserem Problem angewiesen wird.

Die erste Vorfrage, die zu entscheiden war, ist, ob die Zwicke genetisch weiblich oder männlich ist. Die früheren Forscher waren alle zu der Ansicht gekommen, daß es ein Männchen ist, und zwar der eine Partner eines eineiigen Zwillings (Spiegelberg, Hart, Bateson, Cole). (Unter eineiigen Zwillingen versteht man bekanntlich solche, die aus abnormem Zerfall eines Keims in zwei, also aus einem befruchteten Ei hervorgegangen sind. Sie sind stets gleichen Geschlechts.) Daß dem aber nicht so ist, wird von Lillie auf zwei Arten bewiesen. Wenn zweieiige Zwillinge gebildet werden und das normale Geschlechtsverhältnis 1 : 1 ist, so ist nach Wahrscheinlichkeitsgesetzen zu erwarten, daß unter den Zwillingen die drei Möglichkeiten der Geschlechtsverteilung sich verhalten wie 1 ♂♂ : 2 ♀♂ : 1 ♀♀. Dies ist tatsächlich bei den Zwillingen von Schafen der Fall, nämlich in einer solchen Statistik 38 ♂♂ : 67 ♀♂ : 34 ♀♀. Wo aber, wie beim Menschen, eineiige Zwillinge häufig sind, ist das Resultat ein anderes. Lillie zitiert nach Nichols eine Statistik von dem Resultat 234497 ♂♂ : 264089 ♂♀ : 219312 ♀♀. Werden nun die Rinderzwillinge so angeordnet, so erhält man nur dann ein brauchbares Resultat, wenn die Zwillinge mit Zwicken als ♂♀ betrachtet werden. Das spricht also dafür, daß es erstens zweieiige Zwillinge sind, und zweitens, daß die Zwicke genetisch ein Weibchen ist. Das erstere wird nun über jeden Zweifel dadurch bewiesen, daß in allen untersuchten Fällen dieser Art die Ovarien zwei corpora lutea

---

1) Auch in der Schweiz, wie mir Dr. Seiler mitteilt.

2) Lillie, F. R., The Free-martin; a Study of the Action of Sex-Hormones in the Foetal Life of Cattle. Journ. Exp. Zool. 23. 1917. — Keller und Tandler über das Verhalten der Eihäute bei der Zwillingsträchtigkeit des Rindes. Wiener tierärztl. Monatsschr. 3. 1916.

hatten, während sie in allen normalen Fällen der Geburt eines Kalbes nur eines besaßen. Da nun Zwillinge, die beide männlichen Geschlechts sind, immer normal sind, so muß die Zwicke auch genetisch ein Weibchen sein.

Was veranlaßt nun das weibliche Zwillingskalb intersexuell zu werden? Die embryologische Untersuchung gibt darauf unzweideutige Antwort. Es zeigt sich, daß die beiden Früchte sich in je einem Uterushorn entwickeln. Schon auf sehr jungen Stadien wachsen die Embryonalhüllen nach dem unpaaren Abschnitt des Uterus bicornis und verschmelzen hier, so daß nun beide Embryonen ein gemeinsames Chorion haben. Und nun stellt sich auch eine Blutgefäßanastomose her, so daß das Blut des einen Tieres auch durch das andere fließt. Dieser wichtige Punkt, der von Lillie wie Keller-Tandler in gleicher Weise beschrieben wird, ist in Fig. 57 illustriert, die diese Gemeinsamkeit der Durchblutung für die beiden Früchte zeigt. Wenn nun schon auf diesen jungen Stadien der Hoden des männlichen Zwillings Hormone produziert, die die männliche Differenzierung bedingen, so können diese mit dem Blutstrom in den weiblichen Embryo gelangen und dessen Intersexualität veranlassen, die somit eine embryonale, hormonische Intersexualität wäre. Auch zu diesem Schluß gelangen die beiden genannten Autoren.

Die Richtigkeit dieser Anschauung muß nun bewiesen werden. Da ist der erste zu besprechende Punkt die Anastomose der Blutgefäße. Daß sie tatsächlich entscheidend ist, wird bewiesen durch die Tatsache, daß in Fällen normaler Sexualität auch des weiblichen Zwillings die Anastomosenbildung nicht eingetreten war. Ferner durch die Tatsache, daß bei anderen Säugetieren mit Zwillingen verschiedenen Geschlechts der Blutkreislauf beider ebenfalls getrennt ist, wie ein Vergleich von Fig. 58 vom Schaf mit der vorhergehenden Abbildung zeigt. Die zweite Frage ist: Wie kommt es, daß das Weibchen intersexuell wird und das Männchen nicht, obwohl doch das gleiche Blut beide durchspült? Die Antwort folgt für Lillie aus der Tatsache, daß sich der Hoden histologisch früher differenziert als das Ovar, und seine interstitielle Drüse schon fertig ist zu der Zeit, wo die embryologischen Ergebnisse die Funktion seiner Hormone erfordern. Tatsächlich wird dann, wie die histologische Untersuchung lehrt, die entsprechende Differenzierung des Ovars von vornherein unterdrückt. Weibliche Hormone können also gar nicht in Aktion kommen. Damit ist also tatsächlich bewiesen, daß die Zwicke ein intersexuelles Weibchen ist, das durch den Einfluß



Fig. 57. Zwillingsembryonen vom Rind zur Demonstration der Blutgefäß-anastomose bei 1. Nach Lillie

der während der Differenzierungszeit der Sexualcharaktere in seinem Blut vorhandenen männlichen Hormone zu einem solchen geworden ist. Der physiologische Effekt der Hormone ist somit der gleiche wie der der abnormen Konzentration der Geschlechtsenzyme in den Schwammspinnerexperimenten, was auch von Lillie betont wird.

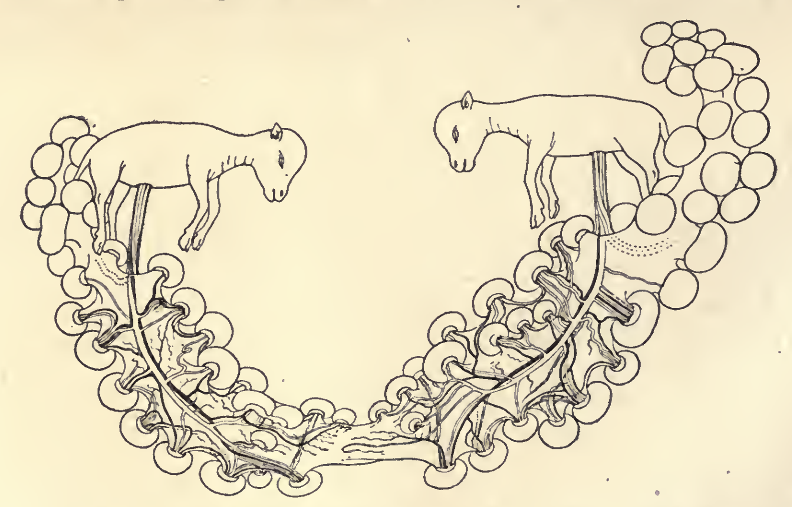


Fig. 58. Weibliche Zwillingsfrüchte vom Schaf. Keine Blutanastomose. Nach Lillie

Im einzelnen ist das Maß der Intersexualität bei den Zwicken gewissen Variationen unterworfen, und nach den vorliegenden Daten zu urteilen, scheint die Ursache dafür genau die gleiche zu sein wie beim Schwammspinner, nämlich das Verhältnis der Differenzierungszeit eines Organs zur Zeit des Eintritts der Hormonenwirkung. Am wenigsten werden die äußeren Genitalien getroffen (gelegentlich bildet sich die Clitoris zu einer Art Phallus um, Keller und Tandler)



Fig. 59a. Urogenitalapparat eines weiblichen Rinderfoetus von 17 cm

1 Ovar, 2 ligam. rotundum, 3 vagina, 4 Rectum, 5 Sin. urogenitalis, 6 Clitoris, 7 Tube, 8 Uterushorn, 9 Allantois. Nach Lillie



Fig. 59b. Urogenitalapparat einer foetalen Zwicke von 15,5 cm. Gubernaculum und Ausführwege genau wie bei einem Männchen.

1 Gonade, 2 gubernaculum, 3 sin. urogenit., 4 Clitoris, 5 Wolffscher Gang, 6 Nabelarterie, 7 Allantois. Nach Lillie

und die Brustdrüsen, die schon sehr früh differenziert erscheinen, am meisten die inneren Organe, die sich erst später anlegen und die bei der Zwicke nahezu männlich werden. In Fig. 59 sind solche von jungen Embryonen abgebildet, und zwar Männchen, Weibchen und Zwicke. Man sieht, daß die Gonade der Zwicke in ihrem Wachstum gehemmt ist. Innerlich enthält sie dann später Samenkanälchen, aber ohne Spermatogenese. An Stelle des weiblichen Ligamentum rotundum haben sich männliche gubernacula gebildet. Die Müller-

schen Gänge haben sich nicht weiter entwickelt, wohl aber die Wolfschen. Der Urogenitalsinus ist etwa intermediär, der Phallus aber weiblich, ebenso Zitzen und Fehlen des Scrotums. Im großen ganzen ist dies auch der bleibende Zustand.

Das Studium dieses merkwürdigen Falles hat uns somit die Einsicht in das Wirken der Geschlechtshormone geliefert, die die Kastrations- und Transplantationsversuche am Erwachsenen natur-



Fig. 59c. Urogenitalapparat eines männlichen Rinderembryos von 15,8 cm. Descensus testis noch nicht vollzogen

1 arteria spermatica, 2 Hoden, 3 vas deferens, 4 vesiculae seminales, 5 gubernaculum, 6 Sin. urogenit., 7 Peniswurzel, 8 Rectum, 9 Nabelarterie, 10 ureter, 11 allantois. Nach Lillie

gemäß nicht liefern konnten. Es zeigt, daß richtige Intersexualität, möglicherweise auch völlige Umwandlung des Geschlechts (nach Lillie liegt dafür noch kein ganz sicherer Fall vor) durch die Wirkung der Hormone des entgegengesetzten Geschlechts hervorgebracht werden kann, wenn die Wirkung zur richtigen Zeit einsetzt. Es sei übrigens hier bemerkt, daß es gar nicht unwahrscheinlich ist, daß andere Fälle, die in das gleiche Gebiet gerechnet werden, nämlich „freemartins“ oder Zwicken bei Ziegen, wirkliche zygotische Intersexu-

alität darstellen. Bei Ziegen, besonders Toggenburgern, kommt diese Abnormität relativ häufig vor und zwar gibt es hier auch Fälle, in denen beide Individuen eines Zwillingswurfs intersexuell sind.[1] Bei der Geburt sind äußere Genitalien und Euter völlig weiblich, innerlich sind männliche Geschlechtsorgane vorhanden, aber auch der ganze weibliche Ausführtrakt. Nach der Geburt wandeln sich dann allmählich die äußeren Genitalien in männliche um und ebenso die übrigen Charakteristika des Körpers. Da mancherlei Anhaltspunkte dafür bestehen, daß bestimmte Böcke solche Nachkommenschaft erzeugen (z. B. Fälle, in denen behauptet wird, daß ein Bock ausschließlich intersexuelle Nachkommenschaft erzeugt), so würde es uns nicht wundern, wenn sich dieser Fall schließlich als echte zygotische Intersexualität aufklärte. Versuche, mit Hilfe dieser Fälle Lillies Beweisführung zu entkräften (Richards und Jones), müssen deshalb auch als verfehlt betrachtet werden. Damit ist nun der Anschluß der Hormonenlehre an die von der zygotischen Geschlechtsbestimmung gegeben, wie zusammenfassend im nächsten Abschnitt ausgeführt sei.

γ) Schlußfolgerungen

Wenn wir das berichtete Tatsachenmaterial nun unserer allgemeinen Betrachtung des Geschlechtsproblems eingliedern wollen, so müssen wir uns über das Verhältnis der zygotischen zur hormonischen Intersexualität klar werden. Es scheint uns, daß das Verhältnis als ein Spezialfall des allgemeinen Problems der Differenzierung und Determinierung bei Insekten und höheren Wirbeltieren verstanden werden muß. Die gesamten Ergebnisse der experimentellen Embryologie deuten darauf hin, daß bei der Differenzierung der Organe während der Entwicklung zwei Prozesse zu unterscheiden sind. Der erste Prozeß ist die Entfaltung der ererbten Anlagen und ihre richtige Verteilung im allgemeinen. Der zweite Prozeß ist die Ausführung der Wachstumsvorgänge, die zur spezifischen Endgestaltung führen. Es scheint, daß der letztere Prozeß von den als Hormonen bezeichneten Substanzen dirigiert wird, wie dies übrigens Sachs schon vor langer Zeit erkannte und Loeb[2] neuerdings wieder betonte. Die rechtzeitige und spezifische Erzeugung dieser dürfte die

---

1) Davis, Caprine freemartins. The Veterinary Journal 1913. — Richards, E. and Jones, J. W., On abnormal sexual characters in twin-goats. Journ. of Anat. 52, 1918.

2) Loeb, J. The organism as a whole. New-York, 1916.

Aufgabe der in den Chromosomen lokalisierten Erbfaktoren sein.[1] Bei Tieren nun vom Typus der Insekten werden sichtlich die Hormone der definitiven Gestaltung in jeder Einzelzelle in weitgehender Unabhängigkeit vom übrigen Körper erzeugt. Bei den höheren Wirbeltieren aber ist eine Zwischenstufe eingeschaltet, die Produktion besonderer Organe, der innersekretorischen Drüsen, die die Hormonenerzeugung für den Gesamtorganismus übernehmen. Übertragen wir das nun auf die Geschlechtsvererbung, so zeigen die Verhältnisse der hormonischen Intersexualität ganz allgemein, daß der normale Geschlechtsvererbungsmechanismus zur Produktion der Hormone für die Differenzierung der Charaktere eines Geschlechts führt. Im Fall der Insekten konnte Intersexualität nur erzielt werden durch abnorme zygotische Konstitution, weil die Hormonenproduktion nicht für den ganzen Organismus in einem Organ lokalisiert ist, sondern innerhalb der einzelnen Zellen verläuft. Bei der anderen Gruppe war aber Intersexualität unabhängig von der zygotischen Konstitution zu erzielen, weil die Hormonenproduktion auf Organe lokalisiert ist, die entfernt oder transplantiert werden können, so daß ihre Wirkung unabhängig von der zygotischen Konstitution, die ursprünglich ihre Entstehung verursachte, studiert werden kann. Das Studium der hormonischen Intersexualität und vor allem der echten, gibt uns somit die — im Vorhergehenden bereits enthaltene — Antwort auf die Frage, an der die Schlußfolgerungen aus der zygotischen Intersexualität haltmachen mußten: Was ist es, was die Geschlechtsenzyme als Endprodukte ihrer Tätigkeit hervorbringen? Es sind die Hormone der definitiven geschlechtlichen Gestaltung.

δ) Anhang zur hormonischen Intersexualität: Intersexualität durch parasitäre Kastration und der Chemismus der Geschlechtsbestimmung

Die merkwürdigen Folgeerscheinungen der parasitischen Kastration seien besonders behandelt, da ihre Einordnung in die übrigen Kategorien schwer durchführbar ist, weil weder die Gametenbeschaffenheit in den betreffenden Fällen bekannt, noch das Vorhandensein einer inneren Sekretion der Gonaden erwiesen ist. Die

1) Siehe Goldschmidt in Correns und Goldschmidt l. c. — Goldschmidt R., Intersexuality and the endocrine aspect of sex. Endocrinology 2, 1918. — Die quantitativen Grundlagen von Vererbung und Artbildung. (Im Druck.)

von Giard zuerst entdeckten und von G. Smith[1] genau studierten Erscheinungen sind die folgenden: Wenn Krabben wie Inachus von dem parasitischen Rhizocephalen Sacculina befallen werden, so kann es zu einer mehr oder minder weitgehenden Verkümmerung der Geschlechtsdrüsen des Wirtes kommen: die parasitäre Kastration. Während nun die Weibchen auf diesen Zustand relativ wenig reagieren, erfahren die Männchen sehr weitgehende Umwandlungen, die sie schließlich in allen sekundären Geschlechtscharakteren, wie Breite und Form des Abdomens, Gestaltung der Scheren und Abdominalfüße, dem Weibchen gleich werden läßt. Fig. 60 gibt in Umrißskizzen diese Umwandlungen wieder. Und, was das Wichtigste ist, in extremen Fällen bilden sich in den Hoden rudimentäre Eier aus, so daß also hier wirklich männliche Intersexualität vorliegt. Smith glaubt als Ursache dieser Veränderungen eine Umstimmung des Stoffwechsels, vor allem des Fettstoffwechsels ansehen zu dürfen, da dieser tatsächlich den Charakter des Weibchens annimmt. Da es aber bekannt ist, daß bei Insekten und Wirbeltieren die Blutbeschaffenheit wie der Stoffwechsel in beiden Geschlechtern meist verschieden ist, Bluttransfusionen aber keinen Einfluß auf das Geschlecht haben, so kann man natürlich ebensogut sagen, daß dieser veränderte Stoffwechsel eben auch ein umgewandelter sekundärer Geschlechtscharakter ist.

Ein anderer Fall parasitischer Kastration ist die von Pérez[2] entdeckte Stylopisation der Bienen. Eine von dem parasitischen Insekt Stylops befallene Biene der Gattung Andrena kann eine parasitische Kastration erleiden und als Folge derselben (oder besser gesagt als Folge der Anwesenheit der Parasiten) Umwandlungen in einigen sekundären Geschlechtscharakteren erfahren. Diese betreffen aber beide Geschlechter, wenn sie auch beim Weibchen weiter gehen wie beim Männchen. Sehr weitgehend sind sie aber in keinem Fall. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diesen Tatsachen eine große Bedeutung für das Geschlechtsproblem zukommt. Die Analyse scheint uns aber noch nicht weit genug fortgeschritten, um bestimmte Schlüsse und Einordnungen zu erlauben. Immerhin scheint eine kurze Dis-

---

1) Smith, G., Rhizocephala. Fauna und Flora des Golfs von Neapel. Mon. 29, 1916. Studies in the Experimental Analysis of Sex. Quart. Journ. Micr. Sc. V. 50, 57, 59, 1910—13.

2) Kopeč, St., Untersuchungen über Kastration u. Transplantation bei Schmetterlingen, Arch. Entwicklungsmech. 33, 1911. — Pérez, J., Des effets du Parasitisme etc. Soc. Linn. Bordeaux 12, 1885. — Smith, G., Stylops and Stylopisation. Quart. J. Micr. Sc. 60, 1914.

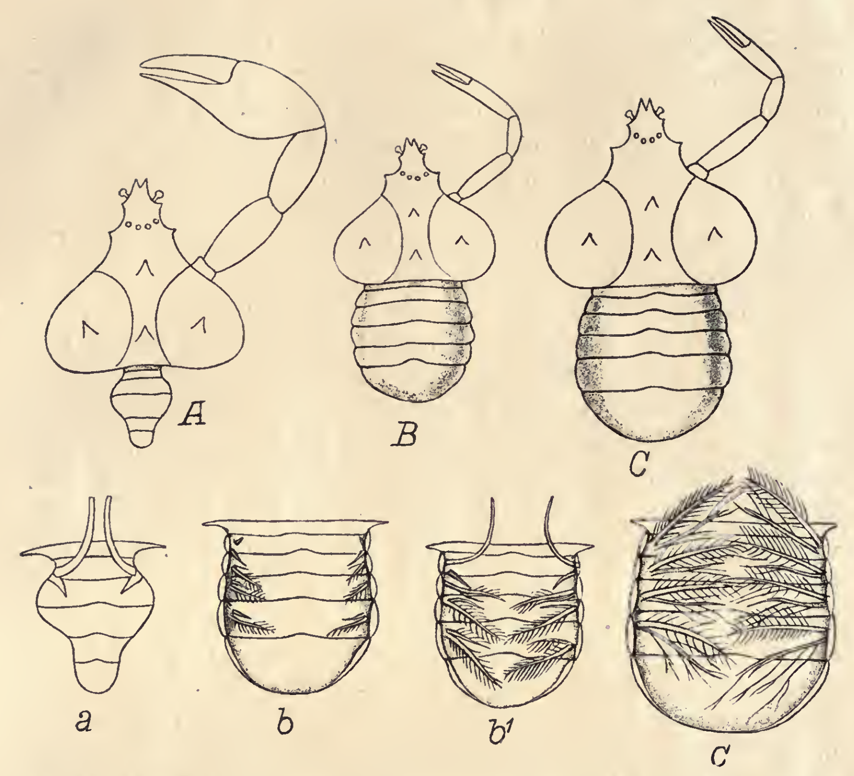


Fig. 60. Wandlung der sekundären Geschlechtscharaktere bei dem Männchen von Inachus mauritanicus unter dem Einfluß von Sacculina neglecta. Nach Geoffrey Smith

A erwachsenes normales Männchen, *a* Unterseite des Abdomen von demselben, *B* von Sacculina befallenes Männchen, das völlig wie ein Weibchen (*c*) aussieht, *b* Unterseite des Abdomens dieses Männchens, die (als Begattungswerkzeuge ausgebildeten) ersten zwei Schwanzfußpaare und die folgenden (zum Tragen der Eier bestimmten) reduziert, *b'* Unterseite eines ähnlichen befallenen Männchens, bei denen diese Schwanzfußpaare gut entwickelt sind, *C* erwachsenes normales Weibchen, *c* Unterseite des Abdomens von demselben. Bei *A*, *B*, *C* ist stets nur eine Schere gezeichnet, und die Rumpfgliedmaßen sind weggelassen. (Aus Correns)

kussion der möglichen Bedeutung dieses Falles angebracht, denn wenn die im folgenden vorzubringenden Gesichtspunkte sich als richtig erweisen sollten, so eröffnete sich die Perspektive, von hier aus den Schlußstein zur Physiologie der Geschlechtsbestimmung legen zu können. G. Smith glaubt aus seinen Versuchen schließen zu können, daß die Hormonenlehre der Geschlechtsdifferenzierung falsch ist. Er beschränkt sich dabei allerdings auf die Tatsachen, die wir als hormonische Intersexualität bezeichnet haben, also die Produktion der Hormone durch die Geschlechtsdrüse, während ihm die zygotische Intersexualität mit ihren Konsequenzen noch nicht bekannt

war, ebensowenig wie der Fall der Zwicke. Er stellt nun dieser Theorie der inneren Sekretion seine gegenüber, die er als die Theorie der Stoffwechselreizungen bezeichnet. Seine Idee ist, daß die Sacculina ebenso wie die Anwesenheit des Ovars den Stoffwechsel in der Richtung auf reiche Fettproduktion verändert, was er auch experimentell beweisen kann. Da nun dies Fett das Nahrungsmaterial der Eier darstellt, so wachsen im parasitär kastrierten Männchen die Urgeschlechtszellen auch zu Eiern heran.

Wenn auch kein Grund zum Zweifel an der Richtigkeit dieser Befunde vorliegt, so zweifeln wir doch, ob die Beziehungen von Ursache und Wirkung hier richtig dargestellt sind. Eine Beobachtung in unsern Intersexualitätsversuchen macht dies sehr zweifelhaft. Eine weibliche Schwammspinnerraupe speichert Massen von Fett, die bewirken, daß die weibliche Puppe so viel größer ist als die männliche. Dies Fett wird während der Puppenruhe zum Aufbau des Eierstocks verwendet, der dann schließlich das dicke Abdomen ausfüllt. Wenn nun bei mittlerer weiblicher Intersexualität der „Drehpunkt“ just um die Zeit der Verpuppung eintritt, so erhalten wir intersexuelle Weibchen mit dickem weiblichem Abdomen, das prall gefüllt ist mit Fett und seinen Abbauprodukten in Form einer braunen Flüssigkeit, in dem aber das Ovar noch auf dem Raupenzustand stehen geblieben ist (abgesehen von den histologischen Umwandlungen in der Richtung auf einen Hoden). Das Nahrungsmaterial der Eier ist also da, aber es wird unter dem Einfluß der männlichen Hormone nicht benutzt. Die Produktion von Fett im Sacculinafall kann also auch nicht als Ursache der Intersexualität aufgefaßt werden, sondern ist selbst bereits eine Wirkung von etwas anderem, noch Unbekanntem. Dies dürfte vielleicht die Unterdrückung oder Kompensierung der männlichen Hormonenproduktion durch den Parasiten sein.

Wir glauben nun, daß in Smiths Ideen trotzdem ein richtiger Kern steckt, der, wenn von der übers Ziel hinausschießenden Kritik der Hormonentheorie befreit, wichtige Zukunftsperspektiven eröffnet. Die bisher betrachteten Tatsachen haben uns bis zu dem Punkt geführt, an dem die Hormone der geschlechtlichen Differenzierung ihre Tätigkeit begannen. Über die Art der Wirkung der Hormone haben wir uns bisher keine Vorstellung gebildet. Sie ist natürlich nichts Mystisches, sondern ein chemischer Prozeß. Am wahrscheinlichsten klingt es wohl, daß sich die Wirkung der Hormone auf den gesamten Stoffwechsel bezieht und daß der spezifische hervorgerufene Stoffwechselzustand selbst die letzte und direkte Ursache

der morphologischen Differenzierung zu einem Geschlecht hin ist. Ist das richtig, so wäre dies in der Tat die letzte Aufklärung, die wir über das Geschlechtsproblem erhalten könnten und dazu eine, die exakter Analyse zugängig ist.

Wie weit erlauben nun die Tatsachen einen derartigen Schluß bereits zu ziehen? Es bedarf wohl keiner besonderen Erörterungen, um zu zeigen, daß Hormone im allgemeinen spezifische Einflüsse auf den Stoffwechsel haben, z. B. Pankreas- und Thyreoideahormone auf den Kohlehydratstoffwechsel; ebenso bekannt ist der Einfluß der Hormone auf Wachstums- und Differenzierungsvorgänge: die bekannten Versuche mit Thyreoidea- und Hypophyse. Wie steht es aber mit der Beziehung zwischen Stoffwechsel und Differenzierung auf der einen Seite und Stoffwechsel und Geschlecht auf der anderen Seite? In bezug auf ersteren Punkt besitzen wir sehr wichtige Informationen, vor allem durch Weinlands[1] Arbeiten. Er stellte in der Hauptsache fest, daß die Larven der Fliegen in großer Menge Ammoniak und Amine ausscheiden, während die Puppen keine flüchtigen N-haltigen Substanzen, sondern Harnsäure als Endprodukt liefern. Der Lebensprozeß der Larven stellt somit einen anderen chemischen Prozeß dar, als der der Puppe und Fliege. Damit stimmt auch die Tatsache überein, daß Larven und Imago sich verschieden ernähren, ebenso wie die omnivore Kaulquappe zum fleischfressenden Frosch metamorphosiert, unter völliger Umwandlung von Form und Chemismus. Es ist nun die Frage, ob der Formwechsel die Veränderung des Chemismus bedingt oder umgekehrt? Weinland weist nun zunächst darauf hin, daß die Erfahrungen über innere Sekretion lehren, daß veränderter Chemismus Formwechsel bedingen kann. Als Beispiel führt er die Beobachtung Borns an, daß bei verwachsenen Doppellarven von Fröschen die Metamorphose unabhängig von der Größe gleichzeitig eintritt. (Inzwischen haben ja die Versuche von Gudernatsch besonders klar den Einfluß von Schilddrüsenstoffen auf die Metamorphose der Amphibien demonstriert und Uhlenhuth[2] hat in sehr schönen Experimenten den bestimmenden Einfluß der Hormone auf die Metamorphose transplantierter Haut von verschiedenem Alter gezeigt, Versuche, die genau die gleichen Folgerungen wie die Bornschen erlauben.) Bei den Fliegen nun beginnt bekanntlich die Metamorphose mit völliger Zerstörung der larvalen Gewebe und

---

1) Weinland, E., Über die Stoffumsetzungen während der Metamorphose der Fleischfliege (Calliphora vomitoria). Zeitschr. Biologie 47, 1906.

2) Uhlenhuth, E., Journ. Exp. Zool., 1918.

gleichzeitiger Entwickelung der imaginalen Teile. „Es ist nicht wohl angängig hierfür eine morphologische Ursache anzunehmen, wohl aber ist es naheliegend, hierfür in einer Änderung der chemischen Prozesse, die die Phagozyten an die zerstörbaren Gewebe heranführt, eine Ursache zu finden, sei es nun im speziellen in der durch den andauernden Hunger am Ende des Larvenlebens bedingten anderen Ernährung der Gewebe, sei es in anderen Momenten, wie z. B. Aenderung in der O-Zufuhr, dem CO_2-Gehalt der Umgebung usw. beim Verlassen des bisherigen Aufenthaltsorts im Inneren des Fleisches usw.“ (Weinland). Da nun die Änderung im Stickstoffstoffwechsel nicht allmählich, sondern plötzlich mit der Verpuppung eintritt, so muß man schließen, daß sie die Ursache für den Formwechsel ist.

Wie lassen sich nun diese Gesichtspunkte auf die Geschlechtsdifferenzierung anwenden, also wahrscheinlich machen, daß eine in einem bestimmten Moment eintretende Spezifität des Chemismus die Geschlechtsdifferenzierung veranlaßt? Da ist zunächst zu betrachten, wie weit eine chemische Differenz mit der sexuellen Hand in Hand geht. Dies ist in der Tat vielfach nachgewiesen und gerade für die gleichen oder ähnlichen Objekte, die uns die anderen wichtigen Daten über Geschlechtsbestimmung lieferten. Um nur ein paar Beispiele zu nennen: So zeigte G. Smith (l. c.) für die Krabben, daß bei Weibchen mit reifenden Ovarien das Blut mit Fett und Lutein überschwemmt wird und dadurch gelb erscheint, während die Fettproduktion des Männchens geringer ist und sein Blut rosa Farbe zeigt. Ganz analoge Verhältnisse stellen Steche[1] und Geyer für pflanzenfressende Insekten, darunter auch den Schwammspinner, fest. Hier ist das Blut beim Weibchen grünlich durch Anwesenheit wenig veränderten Chlorophylls, gelblich beim Männchen infolge Xanthophyllgehalts. Aber auch exakte quantitative Daten liegen vor, die von größter Wichtigkeit für zukünftige Studien sind. So stellt z. B. Farkas[2] für den Seidenspinner folgendes fest: Das Körpergewicht des weiblichen Schmetterlings ist nicht nur absolut höher als das des männlichen, sondern auch relativ, d. h. auf das ursprüngliche Gewicht der Raupe bezogen. Das Verhältnis ist 29,1:22,1 Prozent. Der weib-

1) Steche, O., Beobachtungen über Geschlechtsunterschiede der Haemolymphe von Insektenlarven. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1912. — Geyer, K., Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Insektenhaemolymphe. Ztschr. wiss. Zool. 105, 1913.

2) Farkas, K., Beiträge zur Energetik der Ontogenese. III. Pflügers Archiv 103, 1898.

liche Schmetterling enthält im Durchschnitt 1523 Kalorien Energie, der männliche 985. Der spezifische Energiegehalt der männlichen Trockensubstanz ist 1411, der weiblichen 5976 Kalorien. Während der Puppenruhe verlieren die männlichen Puppen 14,3 Prozent, die weiblichen 12,4 Prozent ihres Substanzgehalts. Die männlichen Raupen verbrauchen während einer bestimmten Periode mehr Substanz und mehr Energie als die weiblichen: auf 1 g verbrauchte Substanz kommen bei den Männchen 7,024 Kalorien, bei den Weibchen 6,620. Ohne Zweifel ist also der Stoff- und Energieumsatz geschlechtlich verschieden. Mit diesem Schluß stimmen aber auch die Befunde

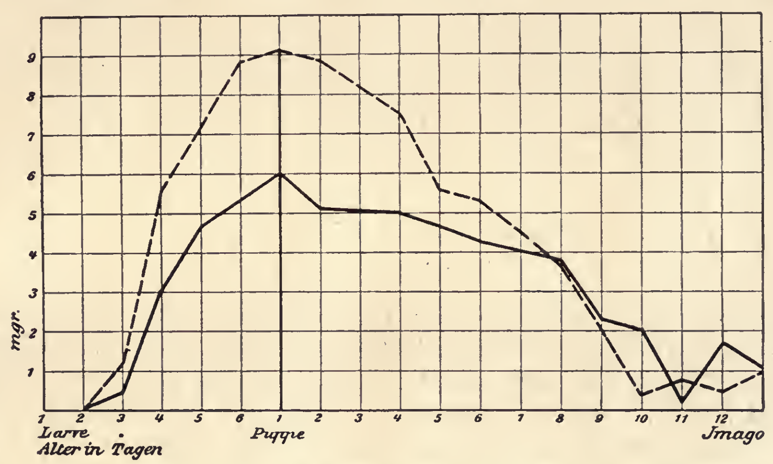


Fig. 61. Änderung im Fett- und Glycogengehalt bei Arbeitsbienen
– – – – Glycogen, ——— Fett. Nach Straus

von Straus[1] an Bienen überein. In Fig. 61, 62 sind die Kurven für Fett und Glycogengehalt bei der Entwicklung von Bienenarbeiterinnen und Drohnen wiedergegeben. Sie zeigen ohne weiteres die Differenz im Reservematerialstoffwechsel bei beiden.[2]

Es wäre nun natürlich notwendig, den differenten Chemismus zum Zeitpunkt der Geschlechtsdeterminierung in Beziehung zu setzen, um die Richtigkeit der Anschauungen, von denen wir ausgingen, zu beweisen. Dies ist noch nicht geschehen, läßt sich aber aus-

1) Straus, J., Die chemische Zusammensetzung der Arbeitsbienen und Drohnen. Ztschr. f. Biologie 56, 1911.

2) Siehe auch Lawrence, J. V., und Riddle, O., Studies on the physiology of reproduction in birds. Journ. Phys. 41, 1916. — Lipschütz, A., Körpertemperatur als Geschlechtsmerkmal. Anz. Ak. Wiss. Wien 1916.

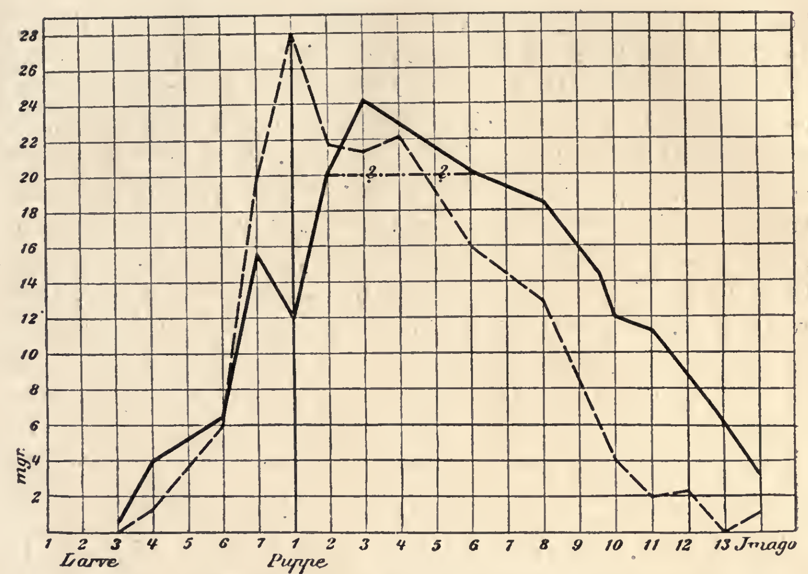


Fig. 62. Änderungen im Fett- und Glycogengehalt bei Drohnen.
– – – – Glycogen, ——— Fett. Nach Straus

führen. Eine Tatsache ist die schon genannte Feststellung von G. Smith, daß die parasitisch kastrierte Krabbe mit den weiblichen Sexualcharakteren auch den weiblichen Stoffwechseltyp annimmt. Sein Schluß, daß dies die chemische Veränderung des Krabbenstoffwechsels bedinge, der seinerseits die Geschlechtscharaktere beeinflußt, war ja der Ausgangspunkt dieser Betrachtungen. Andere Tatsachen lassen sich aus unsern Intersexualitätsexperimenten ableiten, z. B. daß die Produktion des Chromogens für das Flügelpigment bei männlicher Intersexualität mit dem „Drehpunkt“ aufhört und ähnliche mehr indirekte Information.

Es sei übrigens noch darauf hingewiesen, daß von vielleicht ganz anderer Seite her weiterer Einblick in diese Verhältnisse kommen könnte. Das Heranwachsen von Eiern im zerstörten Hoden der Krabbe war ja ein Regenerationsprozeß. Es gibt nun ein paar Andeutungen, daß gelegentlich die chemische Veränderung, die mit Regeneration Hand in Hand gehen mag, ähnliche Resultate zeitigt. So hat Braem[1] berichtet, daß nach Exzision der Genitalsegmente einer weiblichen Ophryotrocha das regenerierte Stück Samenzellen

1) Braem, F., Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis, Ztschr. wiss. Zool. 57, 1894.

bildete. Und Meyers[1] findet, daß bei Transplantation von Froschhoden eine Rückbildung der Zellelemente stattfindet, worauf eine Neubildung erfolgt, bei der neben Samenzellen Eizellen gebildet werden.

Wir schließen somit, daß die hier besprochenen Tatsachen nicht nur nicht mit unseren vorher erzielten Schlußfolgerungen im Widerspruch sind, sondern im Gegenteil vermuten lassen, daß sie dazu angetan seien, einmal jenen den physiologischen Schlußstein zuzufügen.

Schließlich noch eine kleine Beobachtung, die vielleicht nicht ohne Bedeutung ist: Bei der Insektenmetamorphose fällt die Änderung des Chemismus zusammen mit Beginn einer außerordentlichen Phagocytose, wie Weinland besonders hervorhebt. Bei intersexuellen Fröschen, von denen wir bald Näheres hören werden, kann bei der Umwandlung von Ovarien in Hoden eine Phagocytose der Eier stattfinden (Schmitt-Marcell). Und das gleiche werden wir später von parasitischen Krebsen hören. Genau ebenso tritt bei der Umwandlung eines Ovars in einen Hoden beim intersexuellen Schwammspinnerweibchen eine außerordentliche Phagocytose ein. Dies sind sicher schöne Belege dafür, daß die Anwendung von Weinlands Gesichtspunkten hier am Platz ist.

Zum Schluß sei noch auf die Tatsache hingewiesen, daß G. Smith wie auch Geyer fanden, daß sich in bezug auf die Praezipitinreaktion die beiden Geschlechter einer Art wie verschiedene Arten verhalten. Auch hiervon könnte einmal wichtige Erkenntnis kommen.

4. Intersexualität durch Aktivierung

Zu dieser Gruppe, deren Bezeichnung weiter unten gerechtfertigt werden soll, gehört der außerordentlich wichtige Fall der Geschlechtsbestimmung bei der Bonellia. Dieser Wurm gilt bekanntlich von jeher als das typische Beispiel des extremsten geschlechtlichen Dimorphismus. Das Weibchen ist ein Wurm von der Größe einer Pflaume mit einem fast meterlang ausspannbaren Rüssel, das Männchen aber ein wenige Millimeter kleines Würmchen, das sein Leben im Uterus des Weibchens verbringt. Die ungemein wichtige Untersuchung der Geschlechtsbestimmung dieses Wurms verdanken wir Baltzer.[2] Die Hauptresultate sind die folgenden: Die aus den

---

1) Meyers, R., Transplantationen jugendlicher und erwachsener Keimdrüsen usw. Arch. Mikr. Anat. 79, 1912.

2) Baltzer, F., Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia. Mitt. Zool. St. Neapel 22, 1914.

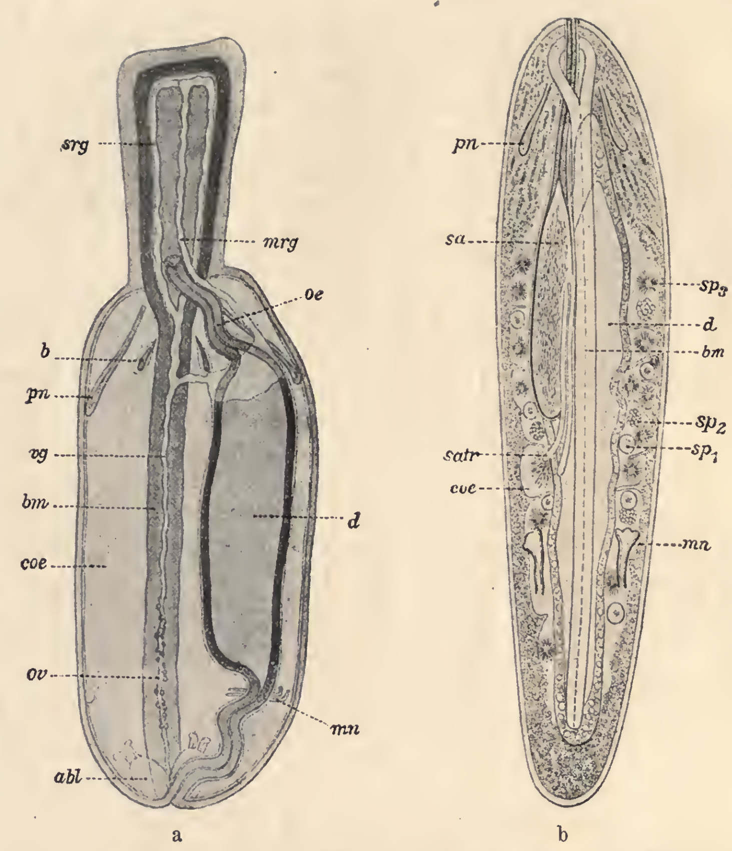


Fig. 63 a. Junges aus dem Ei gezüchtetes ♀ von Bonellia kurz nach Metamorphose
abl Analblasen, *b* Borsten, *bm* Bauchmark, *coe* Coelom, *d* Mitteldarm, *mn* Metanephridien, *mrg* mittleres Rüsselgefäß, *oe* Ösophagus, *ov* Ovar, *pn* Protonephridien, *srg* seitliches Rüsselgefäß, *vg* zentrales Blutgefäß

Fig. 63 b. ♂ geschlechtsreif. Bezeichnungen wie vorher, dazu:
sa Samenschlauch, *satr* Trichter des Samenschlauchs, sp_{1-3} Spermatogenesestadien.
Nach Baltzer

Eiern hervorgehenden Embryonen haben alle die Möglichkeit, zu Männchen oder zu Weibchen zu werden. Ist eine solche Larve nun imstande, sich am Rüssel eines alten Weibchens festzusetzen, so tut sie es und verbringt dort eine Zeit sozusagen parasitischer Entwicklung, wobei zweifellos stoffliche Beziehungen zwischen Larve und Rüssel bestehen. Eine jede solche „parasitische“ Larve wird aber zu einem Männchen. Setzt sich aber eine Larve nicht fest, so bleibt sie zunächst indifferent, die überwiegende Mehrzahl aber bildet sich allmählich zum Weibchen aus. Läßt man nun die Larven sich am Rüssel des alten Weibchens zuerst festsetzen und unterbricht die

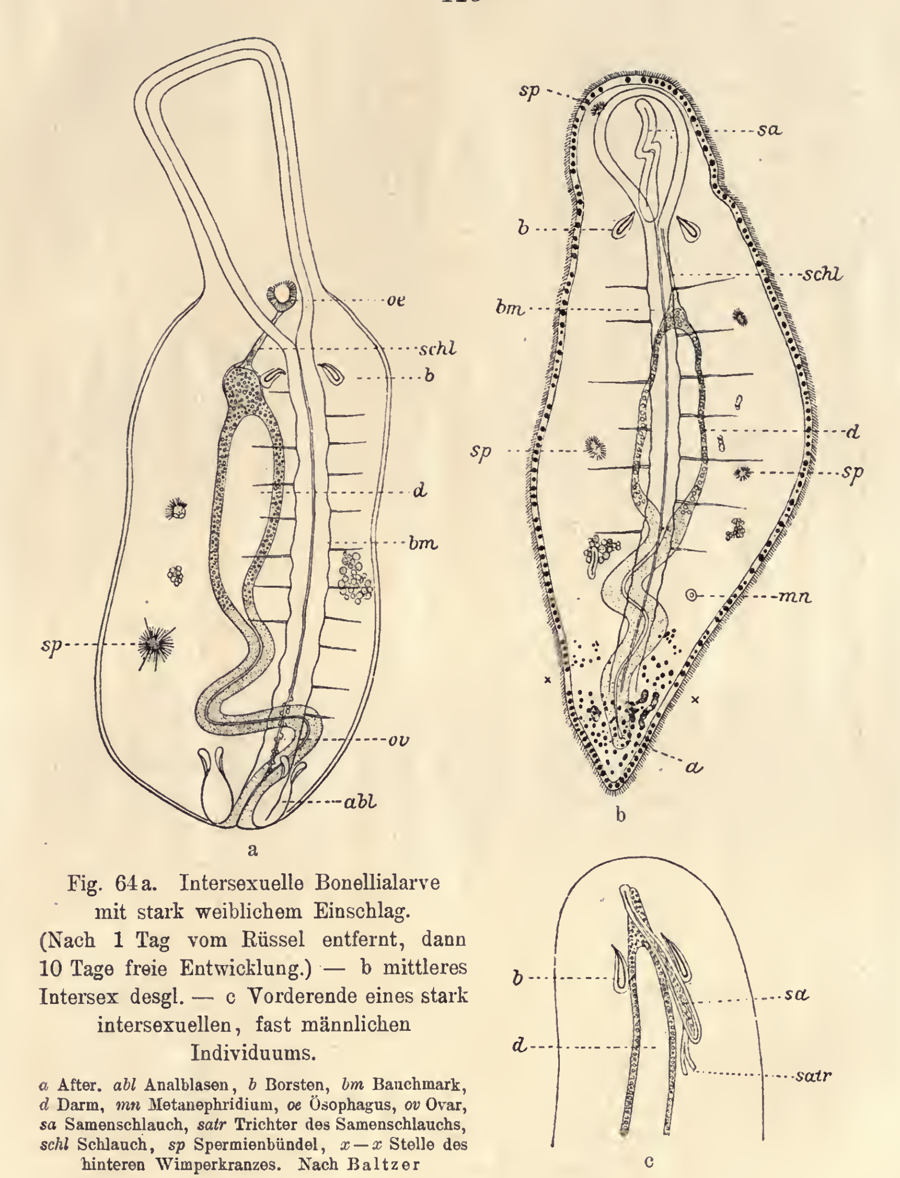


Fig. 64 a. Intersexuelle Bonellialarve mit stark weiblichem Einschlag. (Nach 1 Tag vom Rüssel entfernt, dann 10 Tage freie Entwicklung.) — b mittleres Intersex desgl. — c Vorderende eines stark intersexuellen, fast männlichen Individuums.

a After. *abl* Analblasen, *b* Borsten, *bm* Bauchmark, *d* Darm, *mn* Metanephridium, *oe* Ösophagus, *ov* Ovar, *sa* Samenschlauch, *satr* Trichter des Samenschlauchs, *schl* Schlauch, *sp* Spermienbündel, *x—x* Stelle des hinteren Wimperkranzes. Nach Baltzer

Periode des „Parasitismus“ dann vor der Zeit, so entstehen intersexuelle Individuen, die ungefähr je nach der Dauer der parasitischen Periode mehr weibliche oder mehr männliche Charaktere haben. Zur Illustration dieser Haupttatsachen diene Fig. 63, 64. Fig. 63 a ist ein aus dem Ei gezüchtetes junges Weibchen. Als charakteristisch sei erwähnt der Rüssel am Vorderende, das Vorhandensein eines kom-

pletten Darms mit Ösophagus und After. Neben diesem liegen die Analblasen. Hinter dem Rüssel liegen zwei typische Borsten und an der Wand eines ventralen Blutgefäßes entwickelt sich das Ovar. Ganz anders sieht das junge Männchen aus (b). Ösophagus und After fehlen, ebenso Borsten und Rüssel. Dafür sind die Geschlechtsorgane in Form von Samenblasen, Samentrichter und an der Coelomwand gebildeten Spermatozoenbündeln mächtig entwickelt. Fig. 64a zeigt nun ein, noch stark weibliches, intersexuelles Individuum. Man beachte den rudimentären Ösophagus und das Vorhandensein von Spermatozoen. Fig. 64b gibt ein mittelstark intersexuelles Individuum wieder, ohne Ösophagus, ohne Analblase, mit Samenschlauch und Spermien. Fig. 64c endlich zeigt das Vorderende eines stark männlichen intersexuellen Individuums, mit gut ausgebildetem Samenschlauch und Samentrichter.

Um diese Tatsachen nun von den Gesichtspunkten aus zu verstehen, zu denen wir in den vorhergehenden Ausführungen gelangt sind, müssen wir sie noch durch einige Einzelheiten ergänzen. 1. Ein sehr wichtiger Punkt ist, daß Männchen sowohl wie intersexuelle Individuen in geringer Zahl auch entstehen können, ohne daß die Larve am Rüssel parasitiert; ebenso geben nicht alle nach kurzem Parasitismus wieder abgelösten Larven Intersexuelle, sondern auch einige Männchen. 2. Unter den sich zu Weibchen entwickelnden Larven bilden die, die sich spät entwickeln, erst Samen, ehe sie rein weiblich werden. 3. Ein kurzer Parasitismus beschleunigt die Entwicklung, auch falls es eine weibliche Entwicklung ist. 4. Die Kombination der weiblichen und männlichen Organe in den intersexuellen Individuen ist nicht regellos, sondern es scheint, daß es darauf ankommt, wie weit die Differenzierung der einzelnen Organe in bestimmter Richtung fortgeschritten ist, wenn der Reiz einsetzt, der sie nach der Richtung des entgegengesetzten Geschlechts lenkt.

Erinnern wir uns nun der Tatsachen der zygotischen Intersexualität. Da ergibt sich sofort eine Parallele zu dem zuletzt genannten Punkt, die dazu ermutigt, eine gemeinsame Erklärung zu suchen. Wir haben gesehen, wie bei der zygotischen Intersexualität eine Parallele bestand zwischen der Zeit der Differenzierung eines Organs und dem Maß der Intersexualität. Hier sehen wir, wenn auch nicht ganz so deutlich, dasselbe Verhältnis. Nun erinnern wir uns der auf S. 94 beschriebenen Beziehungen zwischen der Hormonenkurve, der Valenz der Geschlechtsfaktoren und der Intersexualität, und bringen diese Tatsachen zusammen mit den soeben berichteten,

daß die Sekretion des Bonelliarüssels die Differenzierungsgeschwindigkeit der Larve unabhängig von ihrem späteren Geschlecht beschleunigt, dann können wir wohl zu einem Verständnis der merkwürdigen Geschlechtsverhältnisse der Bonellia gelangen. Wenn es uns daran gelegen wäre, ein entscheidendes Experiment auszuführen, das die Richtigkeit der gesamten Vorstellungen über zygotische Intersexualität erwiese, so wäre es das folgende: Es wäre eine Methode zu finden die es erlaubte, die Differenzierungs- und Wachstumsgeschwindigkeit zu beschleunigen oder zu verlangsamen, ohne daß dadurch die Reaktionsgeschwindigkeit der Geschlechtsenzyme betroffen würde. In obiger Kurve Fig. 51 würde das eine Verschiebung der Linie S-S nach links oder rechts ohne sonstige Änderungen bedeuten. Dann müßte es natürlich gelingen, jedes Geschlecht intersexuell zu machen, indem man den Differenzierungsprozeß gewaltsam in die Zeit der Wirkung des einen oder anderen Enzyms hereinschiebt, was natürlich zu gleichen Konsequenzen führen würde, wie die abnorme quantitative Kombination bei der zygotischen Intersexualität. Es scheint uns nun, daß die Bonellia dieses Experiment, das uns bisher nicht gelang, ausführen kann. Die Erklärung des Falles wäre dann die folgende: Das Verhältnis der Reaktionsgeschwindigkeit der Geschlechtsenzyme zu der Differenzierungsgeschwindigkeit der Organe wäre ein solches, daß eine sehr geringe Differenzierungsgeschwindigkeit einem System von Geschlechtsenzymen mit großer Konzentration des männlichen und geringer des weiblichen Partners gegenüberstände. Bei normaler Entwicklung fällt daher der Differenzierungspunkt für die meisten Organe erst jenseits des Aktionspunktes für Weiblichkeit; sie ist daher weiblich. Nur vor diesem Punkt sich differenzierende Organe könnten männlich werden und das würde die vorübergehenden männlichen Keimdrüsen so vieler Larven erklären. Die Wirkung der Sekretion des Rüssels — Analogie: Thyreoidea und Froschmetamorphose — ist nun die, die Differenzierungsgeschwindigkeit der Organe außerordentlich zu beschleunigen. Bleibt die Reaktionsgeschwindigkeit der Geschlechtsenzyme unverändert, so fallen nun die Differenzierungsvorgänge alle ausschließlich in die Zeit der Aktion des Männlichkeitsenzymes und nur Männchen werden erzeugt. Diese Vorstellung ist graphisch in Fig. 65 dargestellt, die genau der früheren Fig. 51 nachgebildet ist. Sie zeigt die Kurven für die männliche und weibliche Reaktion und die verschiedenen Differenzierungsgeschwindigkeiten für ♀, ♂ und Intersexe. Sie erklärt sich durch den Vergleich mit der früheren Darstellung von selbst. In weitere Einzelheiten der

Erklärung zu gehen hat aber keinen Zweck, da vorher feststehen müßte, ob bei Bonellia ein Geschlecht heterogametisch ist oder nicht. Die Erklärung, vor allem der Ausnahmsmännchen ohne Parasitismus, ist ohne solche Kenntnis unmöglich; sie liegt aber noch nicht vor. Es ist ja auch die Möglichkeit gegeben, daß genetisch sämtliche Individuen der Bonellia Männchen sind, so wie wir es später für den nahe verwandten Fall parasitischer Krebse sehen werden. Dann wäre die gesamte vorhergehende Betrachtung noch vereinfacht, da alles sich dann innerhalb einer Geschlechtsformel abspielt.

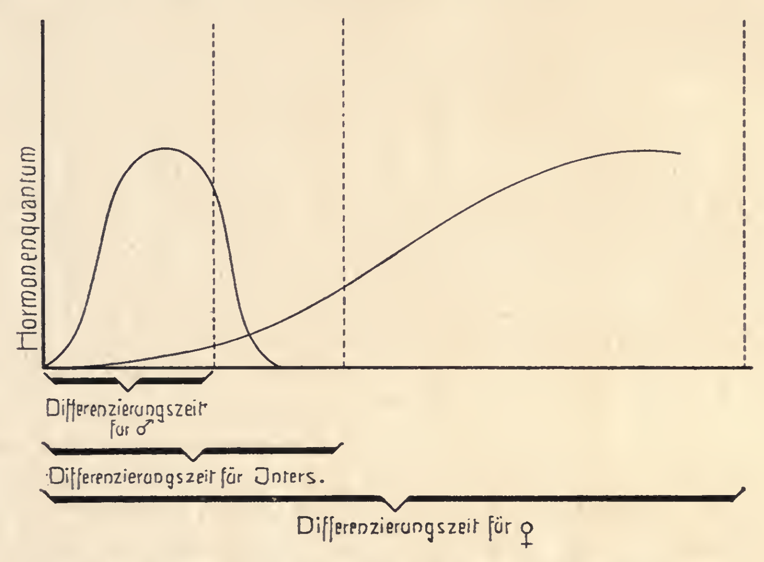


Fig. 65. Kurve zur Interpretation von Baltzers Bonelliaversuchen.

Es ist vielleicht angebracht, noch ein paar Bemerkungen an jene merkwürdige Sekretion des Bonelliarüssels anzuschließen, deren die Differenzierung beschleunigende Wirkung zur Intersexualität durch Aktivierung führen kann. (Die Bezeichnung erklärt sich nunmehr.) Es ist naheliegend, diese Sekretion mit der Wirkung bekannter Hormone zu vergleichen, so der Wirkung der Thyreoidea auf Amphibien, welche die Metamorphose, also die Differenzierung unabhängig vom Wachstum, beschleunigt oder der Hypophysenhormone auf dieselben Tiere, die annähernd entgegengesetzt wirken können. Daß in solchen Fällen Fütterung mit dem betreffenden innersekretorischen Organ den typischen Effekt hervorrufen kann, läßt auch die Wirkung der Bonelliasekretion nicht weiter merkwürdig erscheinen.

5. Transitorische Intersexualität

Das Phänomen, das wir so bezeichnen wollen, findet seinen bekanntesten und am besten durchgearbeiteten Ausdruck in den absonderlichen Geschlechtsverhältnissen der Frösche. Pflüger entdeckte in den achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts die merkwürdige Tatsache, daß ganz junge Frösche, die von verschiedenen Lokalitäten stammen, ein ganz verschiedenes Geschlechtsverhältnis zeigen. Während die Bonner Frösche die beiden Geschlechter im normalen Verhältnis von 1 : 1 enthielten, wogen bei den Utrechtern die Weibchen außerordentlich vor, nämlich 87 : 13. Die ausgewachsenen Tiere dieser Lokalität zeigten aber auch das normale Verhältnis der Geschlechter. Pflüger kam daher auf die Vermutung, daß sich ein gewisser Teil der jungen Utrechter Weibchen in Männchen umzuwandeln vermöchte. Und in der Tat fand er in dreijährigen Utrechter Männchen Eier im Hoden und schloß nun, daß es bei den Fröschen im Jugendstadium drei Arten von Tieren gibt, Weibchen, Männchen und Hermaphroditen, welch letztere sich auch im Laufe der Entwicklung in Weibchen oder Männchen verwandeln. In neuerer Zeit hat nun R. Hertwig mit seinen Schülern Schmitt-Marcell, Kuschakewitsch und Witschi[1] dieses Problem von neuem aufgenommen und experimentell und embryologisch eingehend bearbeitet. Die wichtigsten Tatsachen, die geeignet sind, die Erklärung an den richtigen Platz innerhalb des Geschlechtsproblems zu stellen, sind die folgenden: Es gibt bei den Fröschen zwei Haupttypen in bezug auf die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen, die sich gewöhnlich bei geographisch getrennten Rassen vorfinden. Beim einen Typus erfolgt eine normale frühzeitige Differenzierung der Geschlechter und die Keimdrüsen sind von Anfang an männlich oder weiblich. Beim anderen Typus haben sämtliche Geschlechtsdrüsen zuerst weiblichen Charakter und früher oder später wandeln sich solche dann in Hoden um. Im letzteren Fall gibt es allerlei quantitative und zeitliche Schwankungen. In den Grundzügen geht diese Entwicklung nun so vor sich. Bei allen jungen Larven entwickelt sich

1) Hertwig, R., Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Centrbl. 32. 1912. Hier Zitate der älteren Arbeiten. — Kuschakewitsch, S., Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana esculenta. Festschr. f. R. Hertwig, Jena 1910. — Schmitt-Marcell, W., Über Pseudohermaphroditismus bei Rana esculenta. A. mikr. An. 72. 1908. — Witschi, E., Die Keimdrüsen von Rana temporaria. A. mikr. An. 85. 1914. Studien über Geschlechtsbestimmung bei Fröschen. A. mikr. An. 86. 1915.

zunächst eine Keimdrüse, die als indifferent bezeichnet wird. Sie besteht aus einem die Keimzellen enthaltenden Strang, in dessen Inneren sich eine Höhle bildet, die primäre Genitalhöhle, deren Wand das Keimepithel ist. In diese Höhle wachsen von der Basis



Fig. 66. Junges Bildungsstadium der indifferenten Keimdrüse von Rana temporaria.

Nbl Nierenblastem, *Ntr* Nierentrichter, *V. cav* Hohlvene. Nach Witschi



Fig. 67. Rana temporaria. Junger Eierstock.

Ein Einest, *F* Follikelepithel. *Gh II* sekundäre Genitalhöhle. Nach Witschi

der Falte aus segmentale Zellstränge ein, die Sexualstränge. Ein Querschnitt durch eine solche Drüse sieht dann aus, wie es Fig. 66 zeigt. Entwickelt sich eine solche Drüse dann zu einem Ovar, so vermehren sich die Urkeimzellen und bilden charakteristische Einester, in deren Zellen dann die synaptischen Vorgänge ablaufen. Bald isolieren sich dann die heranwachsenden Oozyten, in denen die Dotterbildung beginnt. Die Sexualstränge aber, die beim Weibchen keine Bedeutung haben, bilden sich wieder zurück. Fig. 67, 68 zeigen die Stadien dieser Entwicklung, deren Fortsetzung nichts besonderes bietet.

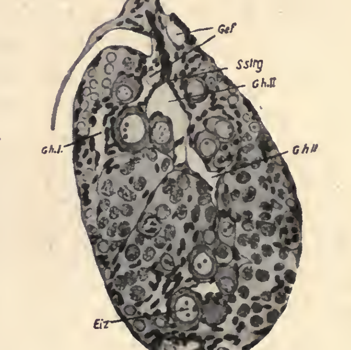


Fig. 68. Rana temporaria. Etwas älterer Eierstock.

Ein Einest, *Gef* Blutgefäß, *Gh I* primäre, *Gh II* sekundäre Genitalhöhle, *Sstrg* Sexualstrang. Nach Witschi

Anders verläuft die Hodenentwicklung aus der indifferenten Keimdrüse. Zunächst verlassen die Keimzellen das Keimepithel und legen sich auf die Sexualstränge. Diesen anschließend aber sondern

sich die Hodenampullen oder Samenkanälchen, indem sie allmählich aus Blasen- in Schlauchform übergehen. Die Geschlechtszellen vermehren sich immer weiter, beginnen aber erst im vierten Sommer mit den synaptischen Phänomenen. Besondere Wachstumsvorgänge stellen dann die bekannte Verbindung der Sexualstränge mit der Urniere her. Fig. 69 erlaubt einen solchen jungen Hoden mit dem entsprechenden Ovar zu vergleichen, während Fig. 70 schematisch den Aufbau in späteren Stadien zeigt.

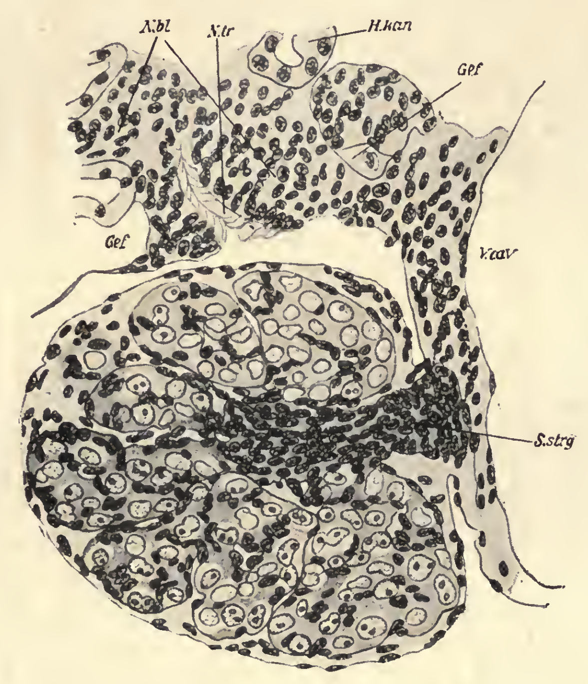


Fig. 69. Stadium der direkten Hodenentwicklung von Rana temporaria
Gef Blutgefäß, *H.kan* Harnkanälchen, *Nbl* Nierenblastem, *Ntr* Nierentrichter, *S.str* Sexualstrang, *V.cav.* Hohlvene. Nach Witschi

Die indirekte Hodenentwicklung nun, also die spätere Umwandlung des Ovars in einen Hoden, kann auf verschiedenen Stadien vor sich gehen und ist daher im einzelnen verschieden. Das Wesentliche ist, daß die peripher im Ovar liegenden Geschlechtszellen sich loslösen und nach den Sexualsträngen zu wandern. Von diesen aus geht dann im Zentrum der Drüse eine richtige Hodenentwicklung vor sich. In diesem Zustand ist also die Drüse zentral ein Hoden und peripher ein Ovar, wie es das Schema Fig. 71 zeigt. Allmäh-

lich geht dann der weibliche Teil der Drüse zugrunde und nur in seltenen Fällen bleiben noch Eier, die bis zur Reife heranwachsen können, in der ausgebildeten Drüse erhalten. Fig. 72 zeigt das charakteristische Bild einer solchen in Umbildung begriffenen Drüse.

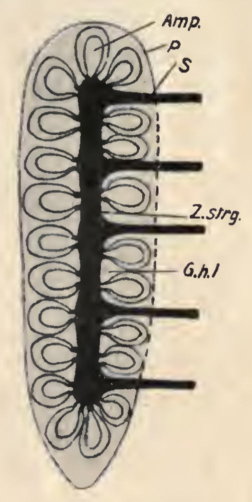


Fig. 70. Schematische Darstellung des jungen Hodens bei direkter Entwicklung
Amp Hodenampulle, *Gh I* primäre Genitalhöhle, *P* Peritoneum, *S* Sexualstrang, *Zstr* Zentralstrang

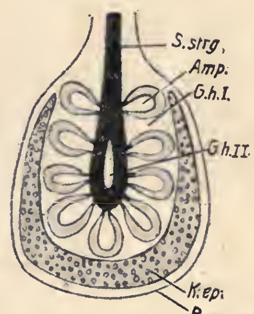


Fig. 71. Schema des jungen Hodens eines Pflügerschen Hermaphroditen
Amp Hodenampullen, *Gh I* primäre, *Gh II* sekundäre Genitalhöhle, *Kep* Weibliches Keimepithel, *P* Peritoneum, *Sstr* Sexualstrang
Nach Witschi

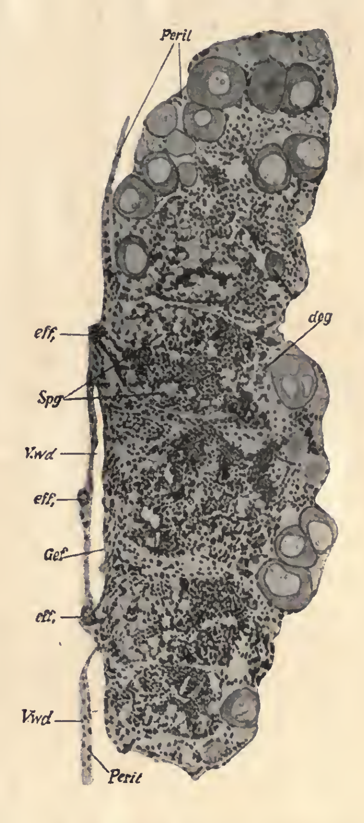


Fig. 72. Keimdrüse eines Fröschchens mit indirekter Hodenentwicklung (Umwandlung)
deg degenerierende Elemente, *eff* vasa efferentia, *Gef* Blutgefäß, *Perit* Peritoneum, *Spg* Spermatogonie, *Vwd* Hohlvenenwand
Nach Witschi

Das Verständnis für diese embryologischen Tatsachen wird nun durch die experimentellen Studien Hertwigs und seiner Schüler eröffnet. Ihre zusammenfassende Betrachtung ist allerdings nicht leicht, da die Schwierigkeiten des Materials noch nicht lückenlose

Versuchserien erlaubten, und weil außerdem die Feststellung des Zustandes der Gonaden auf einem gewissen Stadium es unmöglich macht zu wissen, was ihr späteres Schicksal gewesen wäre. Da nun die in ihrer Entwicklung verzögerten Ovarien, die Hertwig als indifferente Gonaden bezeichnete, sowohl zu Eierstöcken wie zu Hoden sich umwandeln können, so kann die Feststellung von lauter Indifferenten in einem Experiment einem definitiven Ergebnis irgendwelcher Art wie lauter Männchen, lauter Weibchen oder beide in irgendeinem Zahlenverhältnis gleichkommen.

Natürlich ließe sich jetzt, nachdem das Prinzip der Resultate, wie wir glauben, verständlich ist, eine Untersuchung durchführen, die all diese Schwierigkeiten beseitigt. Sie liegt aber bis jetzt noch nicht vor, und so müssen wir versuchen, aus der allgemeinen Form der Ergebnisse das Wichtigste zu entnehmen. Um einer Verwirrung vorzubeugen, sei nochmals bemerkt, daß indifferente Gonaden Ovarien sind, die sich noch nicht definitiv differenziert haben und auch zu Hoden werden können. Indifferente schließen sowohl die zu Männchen werdenden Pflügerschen Hermaphroditen ein, als auch Weibchen mit retardierter Ovarialentwicklung.

Hertwigs Versuche wurden nun so ausgeführt, daß Weibchen wie Männchen, die von verschiedenen Lokalitäten kamen, in allen denkbaren Kombinationen miteinander gekreuzt wurden. Dabei zeigte sich nun, „daß die Tendenz, indifferente Gonaden zu bilden, sowohl vom Samen als auch von den Eiern aus bedingt sein kann. Denn es gibt Weibchen, welche, mit einigen Männchen gepaart, normale Sexualität ergeben, mit anderen Männchen dagegen mehr oder minder ausgesprochene Indifferenz“. Die folgende Tabelle gibt ein solches Beispiel, bei dem das gleiche Weibchen mit fünf verschiedenen Männchen gekreuzt wurde:

Männchen:	Nachkommen:
F	52 ♂ : 52 ♀ : 2 Ind.
L_1	111 ♂ : 101 ♀
L_2	67 ♂ : 79 ♀ : 3 Ind.
L_3	3 ♂ : 19 ♀ : 130 Ind.
D	3 ♂ : 11 ♀ : 190 Ind.

Anderseits gibt es Männchen, welche, je nachdem sie mit dem einen oder anderen Weibchen gekreuzt werden, normal sexuelle oder indifferente Fröschchen erzeugen. Dies zeigt das folgende Beispiel:

♀ La × ♂ L_1 — 111 ♂ : 101 ♀

♀ Lc × ♂ L_1 — 70 ♂ : 165 Ind.

Wenn, wie es scheint, Weibchen und Männchen gekreuzt wurden, die beide die Tendenz zu Indifferenz hatten, so gab es entweder indifferente oder rein weibliche Kulturen.

Wenn wir diese Resultate nun betrachten, so fällt uns wohl ohne weiteres die Ähnlickeit mit dem ausführlich behandelten Fall der zygotischen Intersexualität bei Lymantria dispar auf. Zunächst steht nichts im Wege, die Pflügerschen Hermaphroditen als temporäre Intersexe zu bezeichnen. Ihr zygotischer Charakter geht daraus hervor, daß es Rassen gibt, die sie produzieren, und andere, bei denen es nicht der Fall ist, ferner aus der Tatsache, daß verschiedene Kreuzungskombinationen von Weibchen und Männchen verschiedene Resultate ergeben. In beiden Fällen hängt die Erscheinung aufs engste mit dem Vorhandensein verschiedener geographischer Rassen zusammen. In beiden Fällen ist die erbliche Konstitution jedes der beiden Geschlechter für das Resultat verantwortlich. So haben wir denn auch versucht, die Resultate in gleicher Weise wie dort durch das Prinzip der verschiedenen Valenz der Erbfaktoren zu erklären.[1] Witschi hat sich dem angeschlossen und Formeln im einzelnen ausgearbeitet, die sich von unseren etwas unterscheiden. Die inzwischen gemachten Fortschritte in der Erforschung der Intersexualität erlauben es, die Situation noch klarer zu beurteilen und die Erscheinung unserer Gesamtauffassung der Geschlechtsvererbung einfach einzuordnen.

Wir setzen die Erklärung der zygotischen Intersexualität als bekannt voraus und nehmen an, daß auch bei den Amphibien das weibliche Geschlecht das heterozygote ist. Darüber ist übrigens bis jetzt noch nichts Sicheres bekannt.[2] Die Formeln wären also dann (F) Mm = ♀; (F) MM = ♂. Wir verzichten nun darauf, die Erklärung in der Ausdrucksweise der Mendelschen Symbolik durchzuführen, sondern erinnern daran, daß wir imstande waren, an die Stelle des Symbols Valenz der Erbfaktoren die konkrete Vorstellung Konzentration eines Geschlechtsenzyms zu setzen. Wir sehen nun ohne weiteres, daß auch in Hertwigs Versuchen der so entscheidende Zeitfaktor vorliegt, der uns beim Schwammspinner erlaubte, jenen Schluß zu ziehen: Die Pflügerschen Hermaphroditen sind verschiedenen Grades je nach der Zeit, nach der die Umwandlung in Männchen einsetzt; die geschlechtlich normalen Rassen sind solche,

1) Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2. Aufl. 1913.

2) Goldschmidt, R., Die Spermatogenese eines parthenogenetischen Frosches. Arch. f. Zellf. Im Druck.

bei denen zeitlich sehr früh die geschlechtliche Differenzierung eintritt, die Indifferenten bedeuten eine zeitlich sehr späte Differenzierung. Das deutet natürlich alles auf analoge Verhältnisse hin. Sie zu erläutern, benutzen wir nun eine ähnliche Kurve wie die früher für den Schwammspinner und Bonellia benutzte (Fig. 73). Die Kurve bezieht sich nur auf die Männchen und demonstriert die Verhältnisse für eine gegebene Differenzierungszeit. Die ausgezogene Kurve gibt normale ♂ wieder, die punktierten Kurven verschiedene Typen von Pflügerschen Hermaphroditen. Weitere Kombinationen

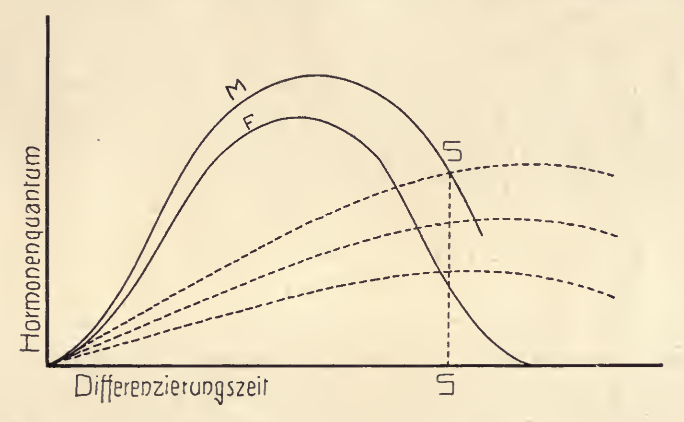


Fig. 73. Kurve zur Interpretation von Hertwigs Froschversuchen.

könnten erhalten werden durch die andere Variable, die Lage der Linie S-S, d. h. die Differenzierungsgeschwindigkeit. Zweifellos erklärt dies im Prinzip die Versuche. Ihre sämtlichen Einzelheiten können nicht ohne weiteres abgeleitet werden; denn die sämtlichen Variabeln dieses Schemas können dabei beteiligt sein. So wie die Konzentration von M kann auch die von F verschieden sein; der Determinationspunkt S-S kann für verschiedene Rassen nach verschiedener Differenzierungszeit liegen; die Form der Wachstumskurve kann eine sehr verschiedenartige sein. Da die Versuche bisher keine exakten Informationen über diese Punkte enthalten, so hat es keinen Zweck, in weitere Einzelheiten zu gehen. Es genügt festgestellt zu haben, daß dieser embryonale Hermaphroditismus eine besondere Erscheinungsform der zygotischen Intersexualität ist. Es braucht wohl nicht besonders hervorgehoben zu werden, daß die Nichtbeteiligung sekundärer Geschlechtscharaktere am ganzen Vorgang seinen Grund nur darin hat, daß sie erst nach Abschluß der sexuellen Determination zur Ausbildung kommen.

Nur auf einen Punkt sei noch hingewiesen. Es scheint, daß die Frösche ein Material darstellen, an dem noch weitere experimentelle Einsicht in die Physiologie der Intersexualität zu erlangen ist. Hertwig und Witschi konnten nämlich zeigen, daß die Temperatur einen ganz bestimmten Einfluß auf das Ergebnis des Experiments ausübt, und zwar reagieren die nach ihrer Herkunft verschiedenen Rassen in verschiedener Weise. So gibt es Formen, die, bei 21° kultiviert, das normale Geschlechtsverhältnis liefern, wobei sich frühzeitig die Geschlechter differenzieren. Bei 27° jedoch kultiviert, wandeln sich nach der Metamorphose einige Weibchen in Männchen um. Bei einer anderen Rasse kam ein normales Geschlechtsverhältnis zustande, wenn erst kalt, dann warm kultiviert wurde, aber die Männchen waren umgewandelte Pflügersche Hermaphroditen. Bei 20° aber lieferte diese Rasse ausschließlich Weibchen. Umgekehrt konnten bei einer solchen Rasse lauter Männchen durch Umwandlung aller Weibchen erzielt werden, wenn bei 27° gezüchtet wurde. Es ist klar, daß diese Ergebnisse auf die Möglichkeit hinweisen, die in der obigen Kurve erläuterten Verhältnisse exakt physikochemisch zu betrachten.

Wir werden später, bei Besprechung des Hermaphroditismus, sehen, daß es eine Reihe von Erscheinungen gibt, die in die gleiche Kategorie fallen.

C. Schlußfolgerungen

Wir haben die im Vorhergehenden dargestellten Tatsachen als die elementaren Tatsachenkomplexe bezeichnet. Denn wir glauben, daß sie im Prinzip die Lösung des Problems der Bestimmung und Vererbung des Geschlechts gebracht haben. In kurzen Worten ist diese Lösung die: Ein jedes sich entwickelnde Individuum eines zweigeschlechtlichen Organismus enthält die Stoffe, deren Wirkung das eine wie das andere Geschlecht hervorrufen kann. Ein besonderer Mechanismus, der in den Mendel-Experimenten erschlossen wird und in den Geschlechtschromosomen sichtbar gegeben ist, bewirkt es, daß diese Stoffe in relativ verschiedener Quantität auf je die Hälfte der Individuen verteilt werden. Diese Stoffe wirken nach Art der Enzyme proportional ihrer Konzentration. Die quantitative Differenz in den beiden Gruppen von Individuen läßt automatisch die männlichen oder weiblichen Enzyme zuerst die entscheidende Reaktion vollenden.

Diese Reaktion ist die Erzeugung der spezifischen Hormone der geschlechtlichen Differenzierung. Wie diese Hormone nun gestaltend eingreifen, ist noch nicht ganz klar, wahrscheinlich aber, daß sie einen differenten Stoffwechselzustand erzeugen, der seinerseits die Gestaltungsprozesse bedingt. Hier berührt sich aber das Geschlechtsproblem mit dem allgemeinen Determinationsproblem. Dies letztere kann gerade von den hier behandelten Tatsachen aus wichtigste Förderung erfahren. Denn hier sehen wir direkt die chemischen Ursachen am Werk, die einen Zellkomplex veranlassen, in irgendeiner Form auszuwachsen, symmetrisch oder asymmetrisch zu werden, kurz alle die Differenzierungen zu erleiden, die in ihrer Gesamtheit die Mannigfaltigkeit der Organisation darstellen.[1]

Wenn wir nun auch glauben, die Lösung der Grundfragen des Geschlechtsproblems zu sehen, so soll damit nicht gesagt sein, daß wir auch alle Einzelheiten schon verstehen. Wir haben aber im Vorhergehenden absichtlich zahlreiche Einzelprobleme auf der Seite liegen lassen, um den Hauptgedankengang nicht zu stören. Im folgenden ist es daher unsere Aufgabe, zu versuchen, diese Einzelzüge in die allgemeinen Konturen einzuzeichnen.

---

1) Weitere Ausführung in Goldschmidt, R., Die quantitativen Grundlagen von Vererbung und Artbildung. — Roux's Vortr. Abh. Entwicklungsmech. Heft 24, 1920.

III. Einzelprobleme

Unter den Einzelfragen des Sexualproblems, deren Besprechung wir uns zuwenden, schließt sich dem Vorhergehenden am nächsten das Problem der Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere an. Wir haben schon mancherlei über sie erfahren, müssen sie nun aber im Zusammenhang betrachten.

A. Die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere

Es erscheint angebracht, uns zunächst einmal darüber klar zu werden, was dies Problem bedeutet. Erinnern wir uns einmal an die Tatsachen der geschlechtsbegrenzten Vererbung. Da hatten wir Eigenschaften kennen gelernt, die in bestimmter Beziehung zum Geschlecht vererbt wurden. Die Analyse hatte uns dann gezeigt, was das bedeutet: es bedeutete das Vorhandensein gewöhnlicher mendelnder Merkmale, die durch ihre Lage im X-Chromosom mit in den Mechanismus der Geschlechtsverteilung hineingezwungen werden. Sie hatten also mit dem Geschlecht selbst ebensowenig zu tun, wie ein Passagier in einem Zug mit der Dampfspannung, die die Lokomotive treibt. Vergleichen wir damit nun aber die sekundären Geschlechtscharaktere. Die Tatsachen der Intersexualität haben uns gezeigt, daß ein jedes Individuum imstande ist, die Charaktere eines jeden Geschlechts zur Entwicklung zu bringen: was sich entwickelt, wird ausschließlich durch die Wirkung der lokalisierten oder nichtlokalisierten (Insekten und Wirbeltiere) Hormone der definitiven Gestaltung bestimmt. Die Erbanlagen sind somit für beide Geschlechter völlig identisch. Aber gewisse Differenzierungs- und Wachstumsvorgänge sind so beschaffen, daß sie durch die Einwirkung spezifischer Hormone in die eine oder andere Richtung gedrängt werden können. Dies ist aber nichts Besonderes, sondern eine Tatsache, die für jeden morphogenetischen Prozeß gilt. Denn wir wissen z. B., daß das Fehlen der Schilddrüsenhormone einen mißgestalteten, ver-

zwergten Kretin hervorrufen kann, der sicher von der Venus von Milo quantitativ nicht weniger verschieden ist, als vielfach die beiden Geschlechter. Wir wissen, daß die Bienen imstande sind, durch chemische Veränderungen im Futterbrei, die wir auch als hormonisch bezeichnen können, aus der gleichen Larve eine Arbeiterin oder Königin mit all ihren morphologischen und physiologischen Differenzen heranzuziehen. Wenn also theoretisch eine jede morphologische oder physiologische Eigenschaft eines Tieres unter dem Einfluß der Geschlechtshormone in männlichen oder weiblichen Typus ausdifferenziert werden kann, so besagt das nicht, daß es entsprechend viele sekundäre Geschlechtscharaktere gibt, deren Vererbung zu studieren ist, sondern daß die ererbten Eigenschaften mit zwei Sorten von Hormonen zwei verschiedene Reaktionen eingehen können. Ein sekundärer Geschlechtscharakter ist also ein Charakter, der in seiner Morpho- oder Physiogenese von den spezifischen männlichen und weiblichen Hormonen verschieden beeinflußt werden kann. (Tandler [l. c.] hat dies vor allem stets hervorgehoben.) Es folgt daraus, daß für den normalen Geschlechtsdimorphismus ein Problem der Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere nicht existiert: ihre identische Grundlage ist die Gesamtheit der Erbcharaktere und ihre Divergenz ist das Produkt der spezifischen Hormonenreaktion. Es gibt ein Erbproblem somit nur für die Hormonenproduktion, und dessen Lösung ist uns bereits bekannt.

Nun gibt es natürlich Erbprobleme, die sich auf Körpereigenschaften beziehen, die imstande sind, mit den Geschlechtshormonen zu reagieren und daher als sekundäre Geschlechtscharaktere unterschieden werden. In einem solchen Fall handelt es sich darum, die Frage zu unterscheiden, wie die betreffenden Eigenschaften vererbt werden, von der Frage, wie das Endresultat nach der Hormonenwirkung aussieht. Solche Probleme sind nun gegeben, wenn Formen mit verschiedenen sekundären Charakteren gekreuzt werden, oder wenn bei einer sexuell dimorphen Form Mutationen auftreten, die nur sichtbar werden können, wenn die eine der Hormonenwirkungen einsetzt, also unisexueller Polymorphismus vorliegt. Von derartigen Erscheinungen werden wir im folgenden zu sprechen haben. Als die einfachsten Fälle bieten sich da zunächst wieder die Objekte dar, bei denen keine innersekretorische Funktion der Geschlechtsdrüsen vorliegt, also die Insekten. Und zwar betrachten wir zuerst normale Vererbungsfälle, denen sich später als wichtige Ergänzung der Gynandromorphismus anschließen wird.

a) Versuche mit normaler Vererbung

α) Formen ohne Innersekretion der Geschlechtsdrüsen

In dieser Gruppe trennen wir wieder zwei äußerlich verschiedene, aber innerlich eng zusammengehörige Gruppen, nämlich Kreuzungen von Formen mit differenten Geschlechtscharakteren und die Erscheinung des unisexuellen Polymorphismus.

αα) Vererbung differenter Sexualcharaktere bei Kreuzung

Die im vorhergehenden vorgetragenen Anschauungen über das Wesen der sekundären Geschlechtscharaktere lassen erwarten, daß bei Kreuzung von Formen, die sich in bezug auf sekundäre Ge-




Fig. 74. Männchen der Rassen Aomori (links) und Hokkaido von Lymantria dispar.

schlechtsmerkmale unterscheiden, irgendeine Form Mendelscher Vererbung gefunden wird, die sich nur dadurch von gewöhnlichen Fällen unterscheidet, daß die Mendelschen Kombinationen nur in dem einen Geschlecht sichtbar werden können, geschlechtskontrolliert sind. Solcher Versuche liegen mehrere vor. Wir könnten z. B. einen solchen an den Schwammspinnerrassen durchführen, von denen oben bei der Betrachtung der zygotischen Intersexualität die Rede war. So unterscheiden sich die Männchen der Rassen Hokkaido, Schneidemühl, Aomori sehr deutlich in dem sichtbarsten sekundären Geschlechtscharakter, der Flügelfärbung. Erstere sind sehr hell, die Schneidemühlmännchen mehr graubraun und die Aomorimännchen tief schwarzbraun (Fig. 74). Die Kreuzungen zeigen nun, daß diese Eigenschaft mendelistisch vererbt wird, selbstverständlich nur innerhalb des männlichen Geschlechts. Die Weibchen aber vererben die betreffenden Charaktere genau wie die Männchen, sie können sie bloß selbst nicht zeigen, weil die weiblichen Hormone überhaupt keine Flügelfärbung zustande kommen lassen. Die Richtigkeit dieses Satzes läßt sich nun hier direkt zeigen: wenn bei geeigneter Kreuzung solche Weibchen intersexuell werden, dann zeigen sie genau den Typus der

Flügelfärbung, wie er den Männchen der betreffenden Kreuzung zukommt. Wenn aber unter den Männchen der betreffenden Kombination eine Spaltung in Typen der Flügelfärbung eintritt, so finden wir genau die gleiche Spaltung bei den intersexuellen Weibchen.

Genau in der gleichen Weise läßt sich nun zeigen, daß eine einfache Mendelspaltung vorliegt, wenn die Weibchen sich in einem solchen Charakter unterscheiden, und natürlich ebenso, wenn beide Geschlechter different sind. Solche Kreuzungen sind gegeben, wenn verschiedene japanische Rassen mit gelber Afterwolle im weiblichen Geschlecht mit deutschen Formen mit schwarzbrauner Wolle gekreuzt werden. Die F_1-Weibchen zeigen intermediäre Farbe, und in F_2 tritt eine Mendelspaltung in die drei Typen von Weibchen ein. Intersexuelle Männchen aber verhalten sich dann in diesem Charakter genau wie die Weibchen. Als analoger Versuch kann die Untersuchung von Foot und Strobell[1] an der Wanze Euschistus gelten. Bei der Art variolarius hat das Männchen einen schwarzen Fleck am Hinterende, das Weibchen nicht. Die Art E. servus hat den Fleck in keinem der Geschlechter. Bei der Kreuzung nun haben die F_1-Männchen einen schwarzen Fleck, die Weibchen keinen. In F_2 sind die Weibchen wieder fleckenlos, während die Männchen teils den vollen Fleck haben, teils keinen, teils alle Übergänge. Dies zeigt also wieder, daß der Fleck eine Eigenschaft ist, dessen Differenzierung von den männlichen Hormonen kontrolliert wird, daher nie im Weibchen erscheint. Und im übrigen wird er durch einen oder mehrere mendelnde Faktoren bestimmt, die bei der Art variolarius vorhanden sind und servus fehlen und eine gewöhnliche Mendelspaltung zeigen, deren Zahlenverhältnisse ein rein mendelistisches Vererbungsproblem darstellen und uns daher nicht berühren. So sehen wir dann in diesen Fällen die vorher abgeleiteten Erwartungen erfüllt.

Wir müssen nun noch darauf hinweisen, daß theoretisch diese Beispiele nicht die einzige Möglichkeit repräsentieren, wie sich sekundäre Geschlechtscharaktere beim Studium ihrer Vererbung verhalten können. Wir haben erfahren, daß ihr Auftreten eine Reaktion bedeutet zwischen vorhandenen faktoriellen Komplexen und den typischen Hormonen. Es wäre nun sehr wohl denkbar gewesen, daß

---

1) Foot, K. and Strobell, E. C., Results of crossing Euschistus variolarius and Euschistus servus etc. Journ. Linn. Soc. 32. 1914. Die Verfasser haben die Resultate ihrer Untersuchungen vollständig mißverstanden.

die betreffenden Hormone in verschiedenen zur Kreuzung verwandten Rassen insofern verschieden sind, daß sie mit den gleichen Faktoren eine verschiedene Reaktion ergeben. Kreuzungsversuche müßten natürlich dann ganz andere Resultate ergeben. Es ist uns aber kein hierhergehöriger Fall bis jetzt bekannt.

Aber noch eine andere Möglichkeit liegt vor, nämlich daß ein sexueller Dimorphismus gar nicht geschlechtskontrolliert ist, sondern nur durch eine besondere Form geschlechtsbegrenzter Vererbung hervorgebracht wird. Ein sehr hübscher solcher Fall ist von Morgan[1] beschrieben worden. Es ist sehr lehrreich, ihn mit dem vorhergehenden zu vergleichen und dadurch richtige Klarheit über das Problem zu gewinnen. Eine der Mutationen der Augenfarbe von Drosophila wird von Morgan eosinfarben genannt. Die Kreuzungsresultate zeigen — vergleiche die obigen Erörterungen über weiße Augen —, daß der Faktor im X-Chromosom enthalten ist. Eosinweibchen haben daher zwei Dosen des Faktors, eine in jedem X-Chromosom, die heterozygoten Männchen dagegen nur einen. Die Augen der Weibchen sind aber stets dunkler als die der Männchen, indem, was auch sonst vorkommt, doppelte Faktorendosen einen tieferen Ton hervorrufen als einfache. Dieser Dimorphismus hat daher gar nichts mit dem Geschlecht selbst zu tun, sondern ist eine Folge erstens der quantitativen Verhältnisse des Faktors und zweitens seiner Lagerung im X-Chromosom.

ββ) Der unisexuelle Polymorphismus

Unter unisexuellem Polymorphismus verstehen wir die Tatsache, daß bei gewissen Arten, hauptsächlich Schmetterlingen, das eine Geschlecht nur in einer Form auftritt, während das andere eine Reihe differenter Formen zeigt, also etwa zu einer Form von Männchen eines Schwalbenschwanzes mehrere Formen oft sehr differenter Weibchen gehören. Das Prinzip dieser Erscheinung, die wegen ihrer engen Beziehung zum Mimetismus stets besonderes Interesse beanspruchte, können wir als geklärt betrachten: es handelt sich um nichts anderes als eine geschlechtskontrollierte Abart des lokalen und geographischen Polymorphismus. So seien ein paar Worte über letzteren zunächst vorausgeschickt.

Unter geographischer Variabilität versteht man die Erscheinung, daß ein und dieselbe Art in verschiedenen Regionen ihres Verbrei-

1) Morgan, Th., Heredity and Sex. New York 1913.

tungsbereiches verschiedene Gestaltungen zeigt. Lokaler Polymorphismus ist es, wenn an ein und derselben Lokalität eine mehr oder minder große Fülle von typischen Varianten einer Art zusammen vorkommt. Und geographischer Polymorphismus ist es, wenn diese Erscheinungen kombiniert sind, also typischer, aber verschiedener Polymorphismus sich an verschiedenen Lokalitäten findet. Diese Erscheinung ist besonders bekannt von Mollusken wie Helix, Achatinella, Amphidromus.[1] Sie findet sich aber auch bei verschiedenen Insekten und vor allem Schmetterlingen. Ein Beispiel aus unserer eigenen Erfahrung beleuchte es. Was zunächst die geographische Variabilität betrifft, so steht es fest, daß, wenn die betreffenden Variationen erblich different sind, es sich um eine einfache Differenz in mendelnden Faktoren handelt, wie in vielen Fällen gezeigt ist. So hat die nordeuropäische Callimorpha dominula rote Grundfarbe der Flügel, die italienische aber gelbe und die Differenz beruht auf einem mendelnden Faktor.[2] Bei der Kreuzung ist F_1 etwa intermediär, orange, und F_2 spaltet typisch im Verhältnis 1 : 2 : 1. Die gleiche Form liefert nun aber auch ein sehr schönes Beispiel für lokalen Polymorphismus. In einer bestimmten Region der Apenninen fliegen zusammen eine Fülle von Formen, die sich durch das Maß unterscheiden, in dem die gelbe Zeichnung von Schwarz verdrängt ist. Alle diese Formen pflanzen sich promiscue fort und aus einzelnen Gelegen können mehrere der Varianten hervorgehen. Werden nun diese Formen mit der rotgeflügelten nordeuropäischen Form gekreuzt, so tritt außer der Spaltung von rot und gelb auch eine Spaltung in bezug auf die Typen der Verdunkelung ein.[3] Dies beweist, daß jener lokale Polymorphismus auf der Rekombination von Mendelfaktoren für Verdunkelung beruht.

Erinnern wir uns nun der Kreuzungsresultate, die wir von den verschiedenen Rassen des Schwammspinners berichteten, die sich in einem sekundären Charakter des Männchens, der Flügelfarbe, unterschieden. Würden alle diese Rassen, anstatt über Europa und Japan verteilt zu sein, sich an einem Platz zusammenfinden und frei mit-

---

1) Coutagne, G., Recherches sur le polymorphisme des mollusques de France. Ann. Soc. Agr. Sc. t Ind. Lyon 1885. — Lang, A., Über die Mendelschen Gesetze. Schweiz. Naturf. Ges. 1905. — Gulick, J. Th., Evolution, Racial and habitudinal. Carn. Inst. Publ. 25. 1905.

2) In Wirklichkeit wahrscheinlich zwei gekoppelte Faktoren, was vererbungsmechanisch auf dasselbe herauskommt.

3) Eigene unveröffentlichte Untersuchungen.

einander kreuzen, dann hätten wir die Erscheinung des unisexuellen Polymorphismus: eine Weibchenart und mehrere Männchentypen. Das heißt also, wie wir schon vorher sagten, daß dies Phänomen nichts bedeutete als das Vorhandensein von mehreren in je einem Mendelfaktor sich unterscheidenden Mutationen, die sich immer wieder rekombinieren, genau wie bei dem lokalen Polymorphismus; aber zum Unterschied von letzterem gehören diese Faktoren hier zu der Gruppe von Eigenschaften, die nur mit den männlichen Hormonen reagieren und daher beim Weibchen nie sichtbar werden können. Die bisher vorliegenden aktuellen Zuchtresultate bestätigen vollständig diese Auffassung.

Die bekanntesten Fälle sind: der amerikanische Zitronenfalter Colias philodice zeigt eine Männchenform, aber zwei Arten von Weibchen mit gelber oder weißer Flügelgrundfarbe. Gerould[1] konnte zeigen, daß diese beiden Typen, natürlich immer nur beim Weibchen, eine typische einfache Mendelspaltung zeigen; die gleiche Spaltung muß aber auch beim Männchen stattfinden, wird aber natürlich nicht sichtbar. Das gleiche konnte de Meijere-Jacobsen[2] für den Schwalbenschwanz Papilio memnon und seine drei Weibchenformen Achates, Agenor, Laomedon demonstrieren. Die gründlichste Analyse aber hat Fryer[3] für den ceylonesischen Papilio polytes geliefert. Sie hat die hier gar nicht erwähnte Erklärung der Erscheinungen, die de Meijere, Gerould und der Verfasser[4] früher gaben, als irrtümlich erwiesen und zu der einfachen Interpretation geführt, die Baur[5] zuerst gegeben hat. Sie paßt völlig in den Rahmen unserer hier gegebenen Darstellung und erledigt wohl das Problem im Prinzip.

Papilio polytes besitzt drei Sorten von Weibchen, von denen eines dem Männchen gleicht (Weibchen cyrus), während die beiden anderen, polytes und romulus von jenen recht verschieden sind

---

1) Gerould, J. H., The Inheritance of Polymorphism and Sex in Colias philodice. Amer. Natur 45. 1911.

2) De Meijere, J. C. H., Über Jacobsens Züchtungsversuche usw. Ztschr. ind. Abst. 3. 1910. — Über getrennte Vererbung der Geschlechter. Arch. Rass. Gesellschaftsbiol. 8. 1911.

3) Fryer, J. C. J., An Investigation by Pedigree breeding into the polymorphism of Papilio polytes Linn. Phil. Trans. R. Soc. 204. 1913.

4) Punnett, R. C., Mimicry in Butterflies. Cambridge 1915. — Goldschmidt, R., Bemerkungen zur Vererbung des Geschlechtspolymorphismus. Ztschr. ind. Abst. 8. 1912.

5) Baur, R., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2. Aufl. 1914.

(Fig. 75). Bei der Züchtung von Nachkommenschaft dieser Weibchen und der verschiedenen Kombinationen, die sich ausführen ließen, fand nun Fryer, daß die Männchen immer gleich sind, die Weibchen aber je nach der Kreuzung in einer, zwei oder allen drei Typen auftreten, und zwar in Verhältnissen, die einfachen Mendelspaltungen entsprechen. Die Gesamtheit der Experimente konnte dann erklärt werden unter folgender Annahme: Wenn zu der normalen Faktorenkonstitution der Art ein dominanter Faktor A hinzukommt, so wird das Cyruskleid des Weibchens in das Polyteskleid verwandelt; da der Faktor geschlechtskontrolliert ist, kann ein Männchen, das ihn besitzt, ihn nicht zeigen, wohl aber ihn auf seine Töchter vererben. Eine zweite Mutation B aber ist derart, daß ihr Vorhandensein allein ohne sichtbaren Einfluß ist, mit A zusammen jedoch ein normales Weibchen erzeugt wird. Die faktorielle Konstitution der verschiedenen möglichen Formen ist dann:

♂♂		Cyrus ♀	Polytes ♀	Romulus ♀
AA BB	Aa bb	aa bb	Aa bb	AA BB
AA Bb	aa BB	aa Bb	AA bb	Aa BB
AA bb	aa Bb	aa BB		AA Bb
Aa BB	aa bb			Aa Bb
Aa Bb				

Jeder mit den Elementen des Mendelschen Mechanismus Vertraute kann daraus die Erwartungen ableiten, die sich bei den verschiedenen Kombinationen erfüllen müssen, und Fryer fand sie bestätigt. Wir haben keinen Grund, auf weitere Einzelheiten dieser Analyse einzugehen; denn die spezielle Art der mendelistischen Formulierung ist für das uns hier beschäftigende Problem gänzlich gleichgültig, sobald nur erwiesen ist, daß ein Mendelfall irgendwelcher Art vorliegt.

Diese Erkenntnis läßt dann auch alle analogen Fälle, selbst solche größter Komplikation, als ein einfaches Problem mendelistischer Kombinationsanalyse erscheinen. So stellte demnach mit Sicherheit der Fall des afrikanischen Papilio dardanus mit seinen zahllosen verschiedenen Weibchenformen (Fig. 76), von denen mehrere gleichzeitig an der gleichen Lokalität auftreten, nichts anderes als einen kombinierten Fall von lokalem Polymorphismus, geographischem Polymorphismus und geschlechtskontrollierter Mutation dar. Was das vererbungstheoretisch heißt, geht aus dem vorhergehenden ohne weiteres hervor. Man würde übrigens wahrscheinlich diese Erscheinung gar nicht so absonderlich einschätzen, wäre sie nicht gleich-



Fig. 75. Polymorphismus und Mimetismus von Papilio polytes

1. ♂ polytes. 2. ♀ Cyrusform. 3. ♀ Polytesform, imitiert den P. aristolochiae Fig. 5. 4. ♀ Romulusform, imitiert den P. hector (6). 1a—6a gibt die Hinterflügelunterseite der gleichen Exemplare. (Man beachte, daß die schwarzweiße Wiedergabe farbiger Originale sehr unvollkommen ist.) Nach Punnett.

zeitig mit Mimetismus verbunden. Denn ohne diesen ließe sich für ganz gewöhnliche einheimische Formen wie Parasemia plantaginis genau die gleiche Erscheinung feststellen. Dieser Besonderheit des Mimetismus sei aber noch ein Wort gewidmet. Die Tatsache ist die, daß in dem Fall des Papilio polytes, wie dardanus und anderen, die besonderen Weibchen einer ganz anderen Gruppe von Papilio oder gar Vertretern einer anderen Familie ähneln, die sie nach der



Fig. 76. Polymorphismus und Mimetismus des Papilio dardanus

1. dardanus ♂ 2. ♀ Trophoniusform, imitiert 5. Danais chrysippus. 3. ♀ Hippocoonform, imitiert 6. Amauris viavius. 4. ♀ Ceneatyp, imitiert 7. Amauris echeria, s. Anm. zu Fig. 75. Nach Punnett

bekannten Theorie von Bates-Müller-Wallace imitieren sollen. So „imitiert“ das Weibchen polytes den Papilio aristolochiae und das Weibchen romulus den Papilio hector. Die biologische Seite dieser Theorie beschäftigt uns hier nicht. Wir glauben, daß Punnett der Wallaceschen Lehre den Todesstoß versetzt hat. Der Punkt, auf den wir hier hinweisen wollen, und der auch für das biologische Problem von Bedeutung sein sollte, ist der folgende: Die zahlreichen bekannten Mutationen bei Schmetterlingen, die auf der An- oder Abwesenheit eines Faktors beruhen, sind Variationen von nicht sehr bedeutendem Umfang; also gelbe oder rote, gelbe oder weiße Grundfarbe, teilweise Verdunkelung der Flügel und dergleichen. Hier aber haben wir Veränderungen, bei denen die Differenz nur eines Faktors genügt, außerordentliche Unterschiede in der Erscheinung hervorzubringen, wie z. B. bei Papilio dardanus, wo diese Weibchen der ganz anderen Schmetterlingsgruppe der Danainen ähnlich sind (Fig. 76). Wir wollen nur darauf hinweisen, daß gerade in diesen Fällen ja nicht eine einfache Faktorendifferenz vorliegt, sondern eine Reaktion dieser mit den Hormonen weiblicher Differenzierung. Gerade von dieser Geschlechtshormonenwirkung wissen wir aber, daß sie selbst ein gleichartiges Substrat in zwei ganz verschiedene Richtungen lenken kann: rein quantitativ ist das Gefieder eines männlichen und weiblichen Goldfasans oder die Kopulationsorgane männlicher und weiblicher Schmetterlinge nicht weniger verschieden als irgendeine Spezies- oder Gattungsdifferenz. Wenn eine solche Hormonenwirkung auf differenter faktorieller Grundlage also zu extremen Resultaten führt, so ist das noch weniger erstaunlich.

Die angeführten Fälle von sexuellem Polymorphismus betrafen alle das weibliche Geschlecht. Eine prinzipielle Bedeutung kommt dem wohl nicht zu; bei der Parasemia plantaginis sind entsprechende Formen männlich. Theoretisch ist auch ein unabhängiger Polymorphismus beider Geschlechter denkbar. Es ist mir nicht bekannt, ob ein klarer Fall davon beschrieben ist. Ein sexueller Polymorphismus von ganz anderer physiologischer Bedeutung wird uns beim Abschnitt Hermaphroditismus begegnen.

β) Die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere bei Formen mit innerer Sekretion der Geschlechtsdrüse

Wenn wir von unseren früheren Darlegungen über die innere Sekretion ausgehen und sie zu den allgemeinen Erörterungen in Beziehung setzen, die diesem Kapitel vorausgingen, so ist zunächst

kein Grund vorhanden anzunehmen, daß die Vererbungsresultate andere sein sollen bei Vorhandensein innerer Sekretion, als bei nicht lokalisierter Hormonenproduktion. Genauere Überlegung zeigt aber, daß die Möglichkeiten für beträchtliche Komplikationen gegeben sind. Sie offenbaren sich am ehesten, wenn wir den bekanntesten Fall dieser Kategorie betrachten, die Vererbung der Hörner bei Schafrassen. Schon Darwin wußte, daß, wenn in beiden Geschlechtern hornlose Suffolk-Schafe gekreuzt wurden mit den in beiden Geschlechtern gehörnten Dorsets die F_1-Bastarde aus hornlosen Weibchen und gehörnten Männchen bestehen. Wood[1], der den Gegenstand genauer verfolgte, zeigte nun, daß in F_2 aus dieser Kreuzung eine Spaltung erfolgt in

Hornlose ♀	Gehörnte ♀	Hornlose ♂	Gehörnte ♂
3	1	1	3

Die Erklärung, die Bateson[2] für diese Tatsache gab, ist, daß die hornlose Rasse des Faktors für Hörner entbehrt, den die gehörnte besitzt und zwar in beiden Geschlechtern. Gehörnt ist aber beim Weibchen rezessiv und beim Männchen dominant. Wenn wir den Hornfaktor H nennen und sein Fehlen h, dann sind alle HH-Tiere gehörnt, alle hh-Tiere hornlos und unter den Hh-Tieren die Weibchen hornlos, die Männchen gehörnt. In etwas anderer Ausdrucksweise (wie sie Morgan benutzt) könnte man auch sagen, daß beim Männchen eine Dosis H genügt, um den Charakter hervorzubringen, beim Weibchen aber zwei Dosen nötig sind. Dies erklärt natürlich den Fall, wie das folgende Schema zeigt, bei dem der dominante Charakter fettgedruckt ist:

	Suffolk ♀	×	Dorset ♂
	hh		**HH**
F_1	hH		h**H**
	ungehörnte ♀		gehörnte ♂
F_2	**HH** + 2hH + hh		**HH** + 2h**H** + hh
	1 gehörnt : 3 hornlos		3 gehörnt : 1 hornlos.

Es ist nun klar, daß diese Formel uns keine wirkliche Erklärung liefert und das gleiche gilt für andere Formeln, die seitdem von Arkell und Davenport, dem Verfasser[3] und anderen vorgeschlagen

---

1) Wood, T. B., Note on the inheritance of horns and face color in sheep. Journ. Agr. Sc. 1906.

2) Bateson, W., Mendelism. London 1909.

3) Arkell und Davenport, The Nature of the Inheritance of Horns in Sheep. Science, 35, 1912. — Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2. Aufl. 1913.

wurden. Sie sind nichts als symbolische Umschreibungen, indem dem bekannten Mendelschen Spaltungsmechanismus noch Attribute beigegeben werden wie geschlechtsbedingter Dominanzwechsel oder Inhibitionsfaktoren, die die Unerklärbarkeit beschönigen. Eine wirkliche Erklärung erfordert nun aber die genaueste Kenntnis des Verhaltens der inneren Sekretion zu dem Charakter Horn: Hat wirklich die Suffolkrasse keinen Hornfaktor? Wie verhält sie sich bei Kastration in beiden Geschlechtern und bei Transplantation von heterologen



Fig. 77. Links normaler hennenfedriger Sebright-Bantambahn. Rechts derselbe Vogel nach Kastration mit männlichem Federschmuck. Nach Morgan

Gonaden der gleichen oder einer gehörnten Rasse? Wie verhalten sich die Dorsets im gleichen Fall? Und wie verhalten sich die sechs Typen von F_2-Bastarden? Bevor diese Fragen beantwortet sind, ist an eine befriedigende Lösung nicht zu denken.

Nun sind folgende Tatsachen weiterhin bekannt: Bei Schafrassen mit in beiden Geschlechtern gleichen Hörnern hat Kastration ebenso wie bei dem analogen Fall der Rentiere (Tandler) keinen Effekt auf die Behörnung. Sind bei gehörnten Rassen die männlichen Hörner besser ausgebildet, dann wird ihr Wachstum durch Kastration gehemmt. Sind, wie bei den Merinos, die Männchen gehörnt, die Weibchen hornlos, dann bewirkt Kastration beim Männchen Fehlen der Hörner

(Castle[1]). Wir sehen somit die Möglichkeit gegeben, daß außer verschiedener faktorieller Konstitution der Rasse auch verschiedene Qualität der Hormonenwirkung in Betracht kommen kann. Und noch eine weitere Möglichkeit von Verwickelungen ist gegeben, die sich aus Morgans Untersuchungen an den Sebright-Zwerghühnern ableiten läßt. Wir haben schon erwähnt, daß bei dieser Rasse die Hähne das Kleid der Hennen zeigen. Morgan[2] fand nun, daß die Kastration den unerwarteten Effekt hat, das Hahnenkleid der Männchen hervorzurufen (Fig. 77). Die innere Sekretion der Geschlechsdrüse hat also hier den absonderlichen Effekt, die Ausbildung des männlichen Charakters zu verhindern. Werden nun solche hennenfedrige Sebrights mit normalen Rassen gekreuzt, so ergibt sich ein einfaches Mendelverhältnis: Die Hennenfedrigkeit spaltet in F_2. Es ist somit ein Erbfaktor vorhanden, der, die perverse Hormonenwirkung bedingt.

Wir sehen somit, daß dieses Kapitel noch nicht völlig spruchreif ist. Seine völlige Klärung dürfte aber von größter Bedeutung für die Physiologie der Vererbung sein.

b) Der Gynandromorphismus

Die Teratologie spielt mit Recht eine bedeutende Rolle in der experimentellen Biologie. Denn Abnormitäten belehren uns stets über die Möglichkeit gewisser Prozesse und ihre Analyse kann wichtiges Licht auf die normalen Vorgänge werfen. Und so haben auch stets sexuelle Abnormitäten, die gelegentlich in der Natur gefunden werden, berechtigtes Interesse hervorgerufen und eine wichtige Rolle in den theoretischen Diskussionen gespielt.

Wir meinen hier die Mosaikzwitter, meist als Halbseitenzwitter ausgebildet, für die wir die Bezeichnung Gynandromorphe reserviert sehen möchten, die oft auch auf intersexuelle Individuen angewandt wird. Die Erscheinung des Gynandromorphismus besteht darin, daß scharf abgegrenzte Körperbezirke eines Individuums dem einen oder aber dem andern Geschlecht angehören. Gewöhnlich zeigt ein solcher Gynandromorph eine Körperhälfte einschließlich der Gonade männlich, die andere weiblich. Es gibt aber auch anterio-posterioren Gynandromorphismus und, seltener, jede andere denkbare Art von Mosaikbildung. Derartige Mosaikbildungen sind nun durchaus nicht

---

1) Castle, W. E., Horns in Sheep a Sex-Limited Charakter? Science 35, 1912.

2) Morgan, Th. H., Demonstration of the Appearance, etc. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 13, 1915.

auf die Geschlechtscharaktere begrenzt. Sie kommen vielmehr auch gelegentlich bei Bastarden in bezug auf rein somatische Charaktere vor. Fig. 78 zeigt einen derartigen Fall, den Dr. Seiler in unseren Schwammspinner-Kulturen fand. Eine Raupe, die ein Bastard aus den Rassen Hokkaido und Fiume war, zeigte in dem rechten Hinterviertel die Charaktere der Fiume-Rasse, während der Rest Bastardcharakter zeigte. Es schlüpfte aber ein normales Weibchen aus der Raupe. Eine Erklärung dieser Erscheinung, der sogenannten somatischen Segregation, läßt sich leicht geben, wenn man bestimmte Abnormitäten in der Chromosomenverteilung während der Entwicklung annimmt, und auf diesem Prinzip beruht auch die heute erwiesene Erklärung des Gynandromorphismus.



Fig. 78. Bastardraupe von L. dispar mit somatischer Spaltung

Auch bei dieser Erscheinung beginnen wir mit den einfachen Verhältnissen der Insekten. In Fig. 79 sind eine Reihe typischer Insektengynandromorphe abgebildet aus verschiedenartigen Insektengruppen und zwar ausschließlich bilaterale Gynandromorphe, also solche, bei denen je eine Körperhälfte ein anderes Geschlecht besitzt.

Es ist klar, daß die nächstliegende Erklärung dieser Erscheinung die ist, daß durch eine Abnormität bei der Befruchtung oder nach der Befruchtung die Furchungskerne für eine Symmetriehälfte ein, die für die andere, zwei X-Chromosomen erhalten. In Anbetracht der uns schon bekannten Art der Determination bei Insekten würde dies natürlich zu einem Halbseitenzwitter führen. Auf die Art, wie solche abnorme Chromosomenkonstitution zustande kommen könnte, werfen bereits jene Gynandromorphe einiges Licht, bei denen, wie bei den oben abgebildeten Seidenraupen, Bastarde zwischen verschiedenen Rassen vorliegen und der Abteilung des Körpers auch eine Verschiedenheit in bezug auf die Rassencharaktere entspricht. Es müssen also wohl ganze Kerne und nicht nur Geschlechtschromosomen an der abnormen Verteilung teilnehmen.

Eine genaue Analyse hat sich nun einmal bei den merkwürdigen Bienengynandromorphen vornehmen lassen und zwar infolge der hier vorliegenden, erst später näher zu betrachtenden Beziehungen zwischen Parthenogenese und Geschlecht. Die Tatsache ist ja allgemein bekannt, daß parthenogenetische Bieneneier Drohnen (Männchen) liefern, befruchtete Eier aber Arbeiterinnen und Königinnen

(Weibchen). Boveri[1] hatte nun bei Seeigeleiern die Beobachtung gemacht, daß unter gewissen abnormen Bedingungen der eingedrungene Spermakern in einem gleichsam gelähmten Zustand ver-

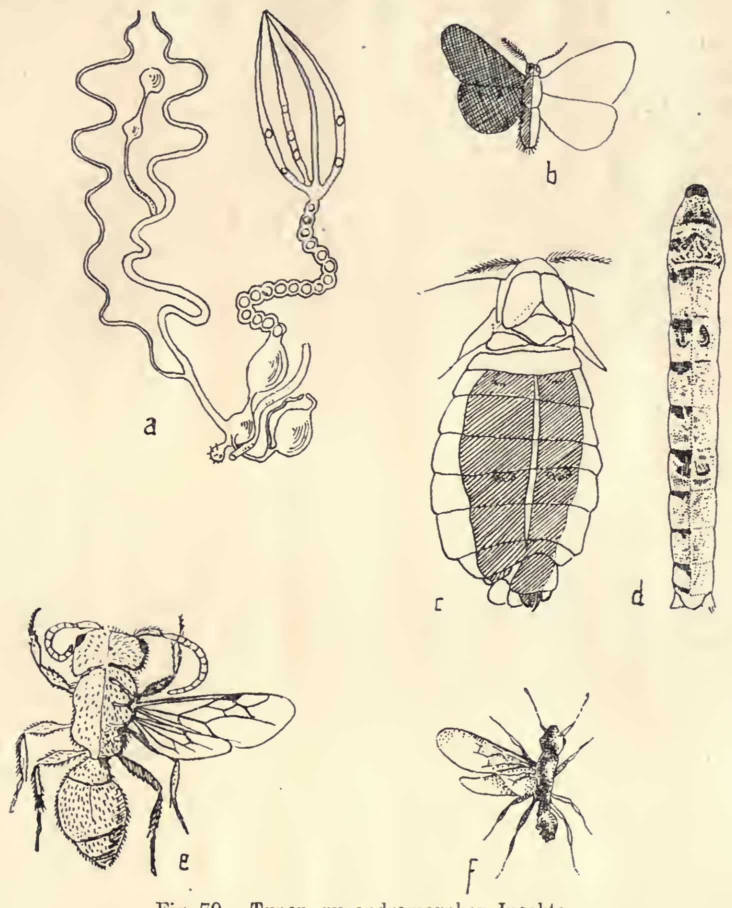


Fig. 79. Typen gynandromorpher Insekten

a Geschlechtsapparat eines bilateralen Gynandromorphen von Gastropacha quercifolia, links männlich, rechts weiblich, *b* der zugehörige Falter nach Wenke. *c* Leib eines ebensolchen Gynandromorphen des Seidenspinners, der aus der Bastardraupe *d* schlüpfte; letztere zeigt die Elterncharaktere im Bastard getrennt. Nach Toyama. *e* Gynandromorph der Wespe Pseudomethoca canadensis aus Morgan. *f* Gynandromorphe Ameise Myrmica scabrinois nach Doncaster

harrt, wogegen sein Centrosoma zum Eikern vorrückt und dessen karyokinetische Teilung bewirkt. Der Spermakern gelangt dann, je nach Zufall, in die eine oder andere Zelle und kann sich dann mit

1) Boveri, Th., Über partielle Befruchtung. Sitzber. Gesell. Morph. Phys. München, 4, 1888.

deren Kern vereinigen. So entstehen zwei Blastomeren, von denen die eine nur mütterliche, die andere väterliche und mütterliche Kernelemente enthält. Würde nun das gleiche bei einem Bienenei eintreten, so würden die Abkömmlinge der einen Blastomere denen eines befruchteten Eies entsprechen, die anderen denen eines parthenogenetischen Eies und so könnten natürlich Gynandromorphe entstehen. Eine im theoretischen Prinzip identische, aber in den Einzel-



Fig. 80. Schematische Darstellung von vier Eugsterschen Bienengynandromorphen Männliche Teile hell, weibliche dunkel. Nach Mehling

heiten verschiedene Erklärung hat Morgan[1] gegeben. Er nimmt an, daß das Ei normal befruchtet wird, außerdem aber noch ein weiteres Spermatozoon eindringt und sich dann mit seinem Kern an der Entwicklung beteiligt. Auch eine derartige Möglichkeit hat sich bei Seeigeleiern realisieren lassen und kann zur Erklärung deshalb herangezogen werden. Auf eine dritte Möglichkeit macht Doncaster aufmerksam im Anschluß an Befunde an Abraxaseiern, nämlich Befruchtung zweier Eikerne mit oder ohne X-Chromosom. Natürlich läßt sich das nicht auf die Biene anwenden.[2]

1) Morgan, Th. H., An Alternative Interpretation of Gynandromorphism in Insects. Science, N. L. 21, 1905.

2) Doncaster, L., The determination of sex, Cambridge 1914.

Der altberühmte Fall von Gynandromorphismus bei der Biene sind nun die Eugsterschen Zwitterbienen. Herr Eugster in Konstanz besaß in den 60er Jahren des vorigen Jahrhunderts einen Bienenstock mit Bastarden zwischen einer italienischen Königin und deutschen Drohnen. Dieser lieferte nun jahrelang ganz regelmäßig eine große

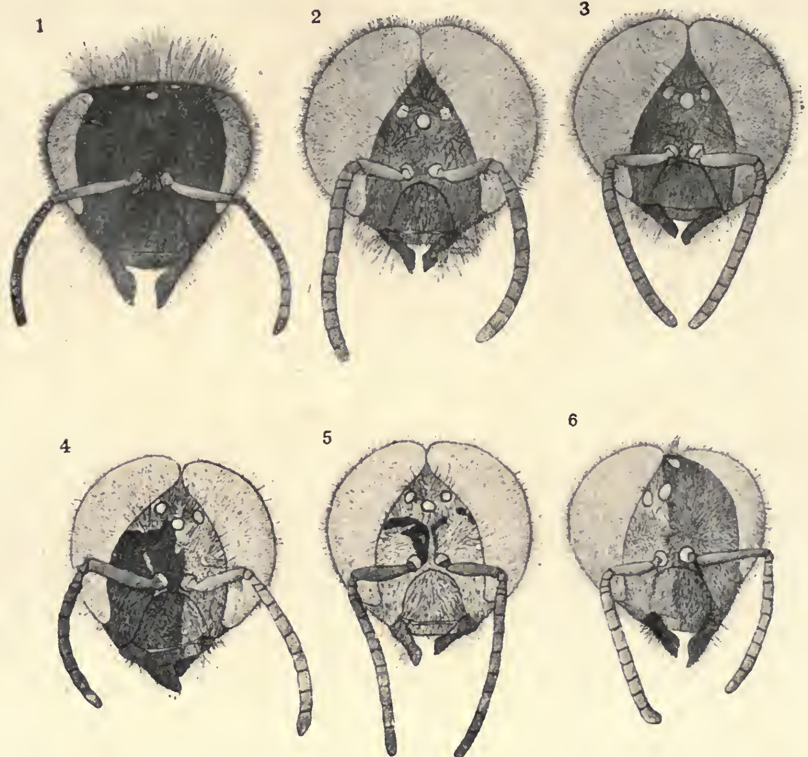


Fig. 81. Obere Reihe: Köpfe von Arbeiterin (1), Drohne (2), Afterdrohne (3). Untere Reihe: Von drei verschiedenen Eugsterschen Gynandromorphen Nach Mehling

Anzahl Gynandromorphe, die v. Siebold[1] genau untersuchte. Nachdem die italienische Königin des Stockes gestorben war, erhielt er eine Bastardkönigin, die ebenfalls Gynandromorphe erzeugte, die allerdings von den früheren sich etwas unterschieden. Neuerdings haben nun Boveri und Mehling[2] das Originalmaterial wieder unter-

1) v. Siebold, C. Th., Über Zwitterbienen. Z. Wiss. Zool. 14, 1864. — Ders., Bienenztg. 1866.

2) Boveri, Th., Über die Entstehung der Eugsterschen Zwitterbienen. Arch. Entwicklgmech. 41, 1915. — Mehling, E., Über die gynandromorphen Bienen des Eugsterschen Stockes. Verh. Phys.-med. Ges., Würzburg 43, 1915.

sucht und folgendes festgestellt: Die Mosaikbildungen, die sich auf sämtliche sexuell differente Organe des Körpers erstrecken, sind sehr verschiedener Art. Es können rein laterale Zwitter sein, oder auch posterio-anteriore. Aber auch jede andere Kombination kommt vor, bis auf minimale Einsprengungen von Organen eines Geschlechts in den Körper, der im übrigen dem anderen Geschlecht angehört. Fig. 80 gibt eine schematische Darstellung von vier solchen Typen, wobei die männlichen Charaktere hell gehalten sind, die weiblichen dunkel. Sie seien ergänzt durch ein paar Einzelbilder. Fig. 81 zeigt die Köpfe von Arbeiterin, Drohnen und vier verschiedenen Gynandromorphen. Fig. 82 die so charakteristischen Hinterbeine von Arbeiterin und Drohnen, verglichen mit denen von Gynandromorphen.

Da nun in diesem Fall die Gynandromorphen Bastarde verschiedener Rasse waren, so lag die Möglichkeit vor, zu entscheiden, ob ein gegebener Mosaikteil Bastardcharakter hatte, also von verschmolzenen Geschlechtskernen abstammte, oder rein väterlich resp. mütterlich war und somit reines Eikern- oder Samenkernmaterial enthielt. Boveri findet nun, daß alle männlichen Teile typisch der italienischen Rasse angehören, während die weiblichen Bastardcharakter haben. Und das zeigt, daß seine oben zitierte Hypothese wahrscheinlich richtig ist.

Damit ist nun aber nicht gesagt, daß jeder Gynandromorphismus sich gerade auf diese Weise erklären muß. Die Irregularitäten bei der Befruchtung, die Morgan und Doncaster anführen, können ebensogut in anderen Fällen zur Entstehung des Gynandromorphismus führen. Ja, es ist nicht einmal nötig, daß die entscheidende Störung des X-Chromosomenmechanismus gerade bei der Befruchtung stattfindet. Eine jede embryonale Zellteilung bietet Gelegenheit zu Abnormitäten in der Chromosomenverteilung, die, welcher Art sie im einzelnen sein mögen, zu Gynandromorphismus führen, wenn sie verschiedenen Zellen ein oder zwei X-Chromosomen liefern. Je nach der embryonalen Stufe, auf der die Störung stattfindet, werden so Gynandromorphe erzeugt, die halbseitig, geviertelt sind oder irgendein anders zusammengesetztes Geschlechtsmosaik zeigen. In dem derartigen Forschungen so günstigen Fall der Drosophila konnte Morgan den direkten Beweis solcher Vorgänge erbringen.

Die glänzende Analyse der gynandromorphen Individuen von Drosophila, die Morgan und Bridges[1] durchführten, ist durch die

1) Morgan, Th. H. and Bridges, C. B., The origin of gynandromorphs. Carnegie Instit. Washington. Publ. 278, 1919.

vorhergehende Erbanalyse bei dieser Fliege ermöglicht, die bekanntlich so weit durchgeführt ist wie bei keinem andern Tier.[1] Hier sind zahllose somatische sowie geschlechtsbegrenzte Erbeigenschaften bekannt und ihre Vererbung analysiert. Wenn nun Gynandromorphismus bei Individuen vorkommt, die in mehreren solchen Eigenschaften Bastarde sind, so zeigen die männlichen und weiblichen Teile des Gynandromorphen an den Außencharakteren ohne weiteres, welches ihre Chromosomenbeschaffenheit ist. Dabei ergab sich nun, daß die

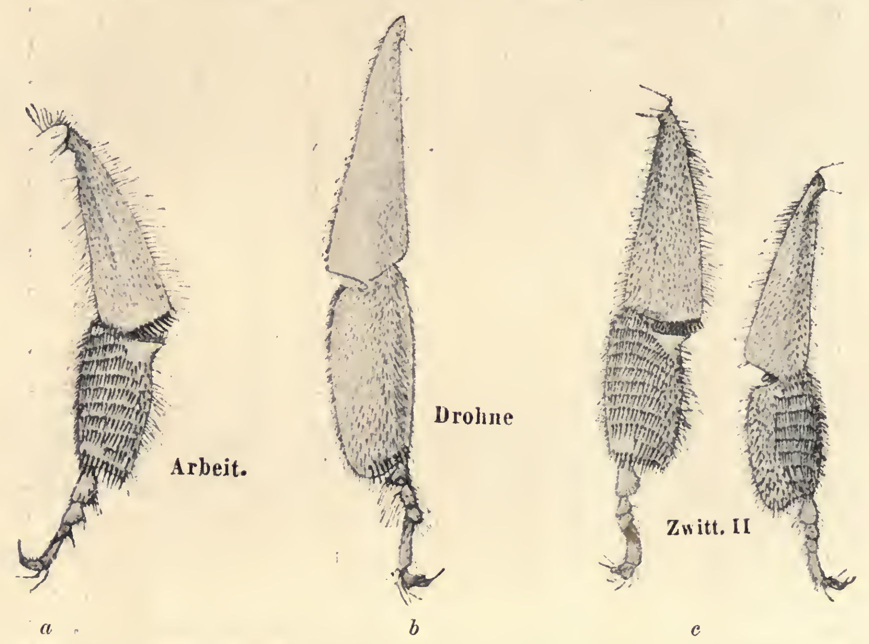


Fig. 82. *a* rechtes Hinterbein einer Arbeiterin, Innenseite; *b* desgl. von einer Drohne; *c* desgl. beide Beine eines Eugsterschen Gynandromorphen. Nach Mehling

gewöhnlichen, somatisch vererbten Faktoren bei der Erscheinung unbeteiligt waren, wohl aber die geschlechtsbegrenzt vererbten. Daraus geht hervor, daß sich die männlichen und weiblichen Mosaikteile im X-Chromosomenbestand unterschieden. Wenn etwa im X-Chromosom der dominante Faktor A für lange Flügel und sein rezessives Allelomorph für kurze Flügel a gelegen ist, so ist das Bastard-Weibchen Aa langflügelig, da es zwei X-Chromosomen besitzt, eines mit A

1) Außer den Originalarbeiten siehe die zusammenfassende Darstellung in Goldschmidt, R., „Einführung in die Vererbungswissenschaft". 3. Aufl. 1920. Dort auch die Literaturzitate.

und eines mit a. Wenn nun aus irgendeinem Grund in einer Körperhälfte das X-Chromosom mit A fehlt, so ist dieser Teil männlich (männliche Heterozygotie, ein X = Männchen) und kurzflügelig. Es ist klar, daß auf diese Weise genau die Chromosomenbeschaffenheit eines jeden Mosaikteils in einem Gynandromorphen bestimmt werden kann. Tatsächlich wurde auf diese Art erwiesen, daß es nur die Elimination von X-Chromosomen sein kann, die den Gynandromorphismus bedingt. In irgendeiner embryonalen Zellteilung wird durch eine Teilungsabnormität ein X-Chromosom aus einem der Tochterkerne ausgeschlossen, so daß von den beiden Tochterkernen einer die männliche und einer die weibliche Chromosomenbeschaffenheit besitzt und sie an alle von ihm abstammenden Kerne weitergibt. Natürlich ergibt sich daraus, daß alle so entstandenen Gynandromorphen genetisch weiblich (XX) sein müssen. Nur wenn die Elimination bei der ersten Furchungsteilung erfolgt, erhalten wir bilaterale Gynandromorphe; sonst müssen es vorwiegend weibliche Individuen sein mit mehr oder weniger männlichen Einsprengungen, je nach dem Stadium der Embryonalentwicklung, auf dem die Elimination erfolgt. Dies ist tatsächlich bei Drosophila der Fall. Weitere interessante Einzelheiten brauchen hier nicht berichtet zu werden, da das Mitgeteilte bereits genügt, um zu zeigen, daß tatsächlich diese Gynandromorphen durch Elimination von X-Chromosomen entstehen. Sie bilden damit natürlich ein wichtiges Glied in der Tatsachenkette, die die Richtigkeit des Chromosomenmechanismus der Geschlechtsverteilung beweisen. Morgan und Bridges neigen dazu, auch den Fall der Eugsterbienen in gleicher Weise zu erklären. Ob dies richtig ist oder ob Boveris Interpretation bestehen bleibt, ist im Prinzip ziemlich gleichgültig, denn beide laufen in allgemeinster Form auf das gleiche hinaus, auf eine Abnormität des X-Chromosomenmechanismus.

Alles in allem ist somit der Gynandromorphismus der Insekten erwiesen als die Konsequenz einer Störung des Geschlechtschromosomenmechanismus im Rahmen der scharf determinierten Insektenentwicklung. Bei dem Gynandromorphismus von Tieren mit innerer Sekretion der Gonaden liegt nun aber die Sache nicht so einfach. Eine Anzahl echter Gynandromorphe dieser Art in Gestalt von Halbseitenzwittern sind bei Vögeln bekannt, so der von Weber[1] studierte Fink, ein von

1) Poll, H., Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Sitzber. Gesellsch. naturf. Fr., Berlin 1909. — Bond, C. I., On a Case of Unilateral Development, etc. Journ. Genetics. 3, 1913/14.

Poll beschriebener Gimpel, ein von Bond bearbeiteter Fasan. In ersteren beiden Fällen war die rechte Körperseite männlich, die linke weiblich und zwar in bezug auf sekundäre Charaktere sowohl wie Geschlechtsdrüsen. Bei Bonds Fasan waren die Körperseiten umgekehrt und die Geschlechtsdrüse enthielt männliche und weibliche Teile in einem Organ. Im letzteren Fall ist noch die entwicklungsphysiologisch hochbedeutsame Tatsache zu erwähnen, daß die individuellen Schwanzfedern auf einer Hälfte der Fahne männliche, auf der anderen weibliche Zeichnung zeigten (Fig. 83). Zunächst könnte man natürlich daran denken, solche Fälle nach Boveris Schema zu erklären. Aber da bleibt die außerordentliche Schwierigkeit der inneren Sekretion bestehen, die man sich doch keinesfalls nach Körperhälften getrennt vorstellen kann. Ohne Zweifel liegt da eine Schwierigkeit vor, die uns noch keineswegs überwunden erscheint. Wir verweisen auf unsere obigen Ausführungen über hormonische Intersexualität, insbesondere über das Wesen der Hormonenwirkung bei Vögeln und Säugetieren. Da sichtlich bei Vögeln die Kontrolle der geschlechtlichen Differenzierung noch nicht vollständig in der Hand der innersekretorischen Drüse ist, wäre ein echter Gynandromorphismus wohl denkbar. Bei Säugetieren dürfte es aber nicht mehr vorkommen. Ob irgendeiner der zahllosen beschriebenen Hermaphroditen und Pseudohermaphroditen der Säugetiere als gynandromorph angesprochen werden kann, läßt sich vorderhand nicht sagen. Wir verweisen auf das Kapitel über Hermaphroditismus.



Fig. 83. Schwanzfedern eines hermaphroditen Fasans mit halbseitiger männlicher Färbung. Nach Bond

Als ein besonders interessanter Punkt muß es schließlich bezeichnet werden, daß echter Gynandromorphismus auch als erbliche Erscheinung vorkommt. Schon bei den Eugsterschen Bienen fiel ja auf, daß eine Königin regelmäßig Gynandromorphe erzeugte. Wir kennen aber auch Fälle, in denen dergleichen mehrere Generationen hindurch beobachtet wurde, nämlich bei Daphniden. Nachdem mehrere Autoren, wie Kurz, Woltereck u. a., schon Daphnidenzwitter erwähnt hatten, fand Kuttner[1] einen Stamm von Daphnia pulex, in dem die Erscheinung erblich war. Das Ausgangsweibchen produzierte in jedem Wurf eine Anzahl Gynandromorphe und aus fortpflanzungsfähigen Gynandromorphen wurde vier Generationen hindurch das gleiche erhalten, nämlich etwa 75% normale Weibchen und 25% gynandromorphe. Diese Gynandromorphen zeigten verschiedenartigste Typen von Weibchen, die nur in diesem oder jenem sekundären Geschlechtscharakter männlich ausgebildet waren bis zu solchen, die Ovar und Hoden enthielten und schließlich solchen, die als männlich mit weiblicher Einsprengung erschienen. Neuerdings hat Banta[2] einen ähnlichen Stamm erhalten und untersucht. Soweit sich aus den vorliegenden Mitteilungen schließen läßt, handelt es sich auch um Gynandromorphismus und nicht um sexuelle Zwischenstufen (Intersexualität), wie Banta anzunehmen scheint.

Das Bemerkenswerte an diesen Fällen ist nun, daß es sich um parthenogenetische Fortpflanzung handelt, also zur Erklärung Abnormitäten des Befruchtungsvorganges nicht in Betracht kommen. Es muß vielmehr eine abnorme Verteilung der X-Chromosomen bei embryonalen Zellteilungen vorliegen, die jedenfalls im Prinzip mit den Vorgängen bei Drosophila identisch sind. Es wäre natürlich sehr wünschenswert, einen derartigen Fall genetisch zu analysieren; dies dürfte möglich sein, da auch bei Insekten Fälle von erblichem Gynandromorphismus von Züchtern beobachtet wurden. Hier ließe sich wohl durch Bastardierungsexperimente herausbringen, was es bedingt, daß in jeder Generation ein bestimmter Prozentsatz von Individuen (wahrscheinlich nur eines Geschlechts) Abnormitäten des Chromosomenmechanismus aufweist. Wir haben einen solchen Fall bereits in Arbeit.

Zum Schluß sei nochmals auf die Notwendigkeit der scharfen Unterscheidung von Gynandromorphismus und Intersexualität hin-

---

1) Kuttner, O., Untersuchungen über Fortpflanzungsverhältnisse und Vererbung bei Cladoceren. Intern. Revue Hydrobiol. Hydrogr. 2, 1909.

2) Banta, A. M., Sex intergrades in a species of crustacea. Proc. Nat. Ac. Sc. Wash. 1916.

gewiesen. Ein Gynandromorph ist ein räumliches Geschlechtsmosaik, männliche und weibliche Teile liegen entwicklungsphysiologisch gleichwertig nebeneinander. Ein Intersex ist ein geschlechtliches Mosaik in der Zeit, entwicklungsphysiologisch liegen männliche und weibliche Teile hintereinander. Genotypisch ist ein Gynandromorph das Produkt einer Störung des **Mechanismus** der Geschlechtsverteilung, ein Intersex das Produkt einer

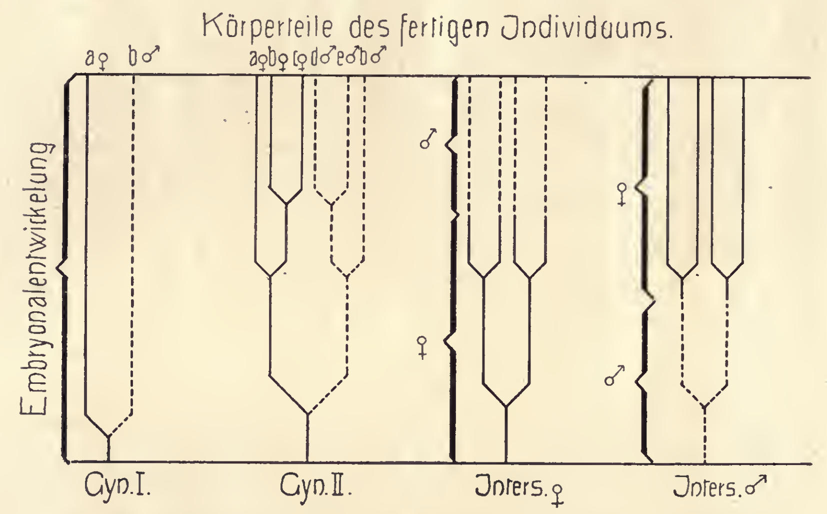


Fig. 84. Schema zur Erläuterung des Unterschiedes zwischen Gynandromorphismus und Intersexualität

Punktiert männliche Entwicklung, schwarz weibliche

Störung der **Physiologie** der geschlechtlichen Determination. Phänotypisch ist ein Gynandromorph ein sexuelles Mosaik, ein Intersex aber ein Organismus zwischen den Geschlechtern. Das obige Schema soll den wichtigen Unterschied verdeutlichen (Fig. 84). Links ist die Entwicklung zweier Typen von Gynandromorphen dargestellt; die punktierte Linie stellt die Zellgenerationen männlicher Chromosomenbeschaffenheit dar, die ganze Linie solche weiblicher Beschaffenheit. Beide verlaufen nebeneinander. Rechts findet sich die Darstellung der Entwicklung von Intersexen; das Individuum entwickelt sich zuerst als ♀, dann als ♂ resp. umgekehrt.

B. Der Hermaphroditismus

Die Erscheinung des Gynandromorphismus wird vielfach auch als Zwittertum betrachtet und damit dem Gebiet des Hermaphroditismus eingereiht. Da man Hermaphroditismus definieren muß als das

Vorhandensein von Individuen, die im gleichen Körper männliche und weibliche Geschlechtszellen produzieren, so wäre der Gynandromorphismus, wenigstens in vielen Fällen, in der Tat dem Hermaphroditismus einzureihen. Daß wir es nicht taten, hat darin seinen Grund, daß jene Erscheinung genetisch wie physiologisch nichts mit dem normalen Hermaphroditismus zu tun hat und daher auch in keiner Weise zu dessen Erklärung beiträgt. Es handelt sich vielmehr um ein teratologisches Ereignis, das in die gleiche Gruppe wie die Chimären im Pflanzenreich und die Mosaikbastarde im Tierreich gehört. Der Gynandromorphismus gehört so auf das engste zusammen mit den normalen Erscheinungen der Vererbung von Geschlecht und sekundären Geschlechtscharakteren. Anders der echte Hermaphroditismus. Hier ist die genetische Konstitution des gesamten Körpers eine derartige, daß normalerweise beiderlei Geschlechtszellen in einem Körper erzeugt werden. Es ist klar, daß sich damit ein ganz neues Problem darbietet, dessen Lösung bis zu einem gewissen Grad von dem Problem der Zweigeschlechtigkeit unabhängig ist, wenn auch gewisse Grundtatsachen, wie die physiologische Basis der Geschlechtsdifferenzierung, identisch sein müssen.

Wir müssen leider von vornherein gestehen, daß bis jetzt dieses das unbefriedigendste Kapitel im ganzen Geschlechtsproblem darstellt und bis jetzt noch nicht genügend experimentell Material vorliegt, ein richtiges genetisches wie physiologisches Verständnis zu erlauben. Die Voraussetzung für weiteren Fortschritt ist aber die richtige Beurteilung der vorhandenen Tatsachen, zu der zu gelangen wir im folgenden versuchen wollen.

Wenn wir alle die Fälle als Hermaphroditismus bezeichnen, in denen beiderlei Geschlechtszellen normalerweise in einem Organismus erzeugt werden, so gibt es recht verschiedene Arten des Zwittertums, deren Bedeutung für das Gesamtproblem eine sehr verschiedenartige ist. Da sind vor allem zwei große Gruppen zu unterscheiden, die wir kurz als funktionellen und nichtfunktionellen Hermaphroditismus bezeichnen können. Bei dem ersteren sind die beiderlei, in einem Individuum erzeugten Geschlechtsprodukte auch wirklich zur Funktion, also zur Befruchtung bestimmt. Bei dem zweiten dagegen handelt es sich um eigentlich zweigeschlechtliche Tiere, bei denen aber eines oder beide Geschlechter dauernd oder vorübergehend beiderlei Geschlechtszellen erzeugen, von denen aber nur eine Sorte wirklich zur Funktion kommt. Es ist klar, daß diese letztere Art ein besonderer Fall der Zweigeschlechtlichkeit ist, der einesteils im Rahmen dieser

erklärt werden muß, andererseits helfen kann den funktionellen Hermaphroditismus zu verstehen. Wir beginnen deshalb mit diesem Fall.

a) Der nichtfunktionelle Hermaphroditismus

Diese Gruppe schließt mehrere sehr merkwürdige Erscheinungskomplexe von verschiedenem physiologischem Wert ein, die von größter Bedeutung für das Gesamtproblem sind. Die wichtigsten haben wir aber bereits alle beim Kapitel Intersexualität abgehandelt, so daß hier nur noch weniger bedeutungsvolle Einzelerscheinungen zuzufügen sind.

α) Akzessorischer Hermaphroditismus

Es sei so das Vorhandensein eines rudimentären Eierstockes bei männlichen Tieren bezeichnet, dessen bekanntester Typus das sogenannte Biddersche Organ der Kröten ist. Sein Vorhandensein und seine Struktur

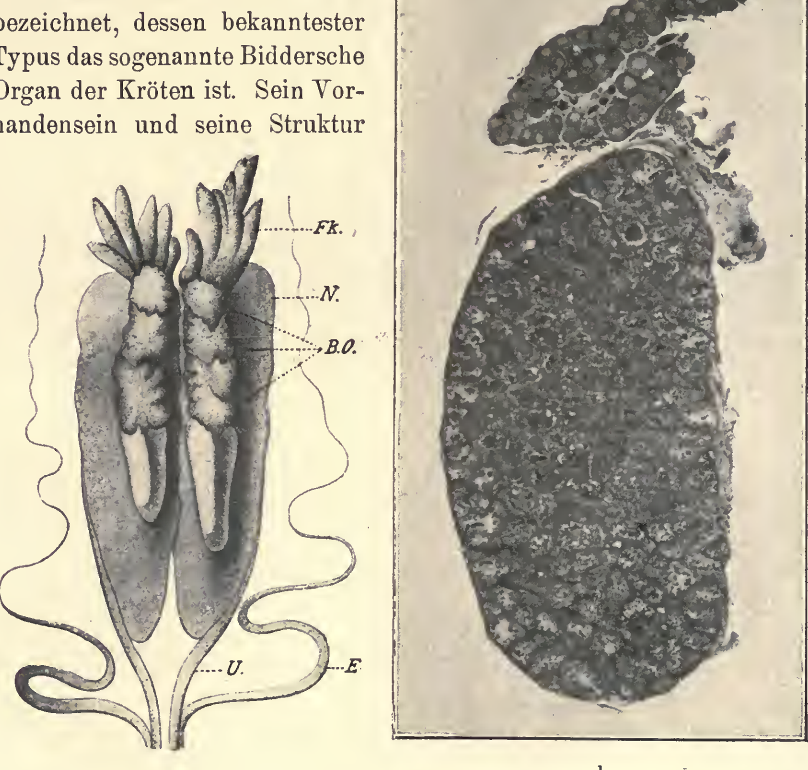


Fig. 85. Biddersches Organ. a. Gesamtansicht der auf den Nieren liegenden Hoden, davor das Biddersche Organ (*B. O.*), *E* Müllerscher Gang, *U* Wolffscher Gang, *N* Niere, *Fk* Fettkörper
Nach Knappe
b. Schnitt durch Hoden und Biddersches Organ. b. Präparat und Photo von Prof. Poll

als rudimentäres Ovarium ist schon von alters her bekannt. Am Vorderende der Hoden liegt ein kugeliges Gebilde, das die Struktur eines Eierstocks besitzt, wenn auch im ausgebildeten Zustand die histologischen Einzelheiten etwas verschieden sind von denen eines funktionierenden Ovars. Fig. 85 zeigt Lage und Struktur dieses merkwürdigen Gebildes. Es findet sich bei jungen Individuen in



85 c. Vorderteil desgleichen stärker vergrößert, um die Eierstockstruktur des B. O. zu zeigen.
Präparat und Photo von Prof. Poll

beiden Geschlechtern, degeneriert aber später beim Weibchen und bleibt nur beim Männchen erhalten.[1] Es ist nun bekannt, daß im Lauf des Jahres dies Organ Veränderungen erleidet, die dem Sexualzyklus parallel gehen. Im Sommer findet dann, besonders zur Zeit der Spermienbildung, eine Regeneration statt. Harms[2] konnte nun experimentell nachweisen, daß diesem Organ eine innersekretorische

1) Näheres siehe H. D. King, The Structure and Development of Bidder's Organ in Bufo lentiginosus. Journ. Morph. 19, 1908.

2) Harms, W., Experimentelle Untersuchungen über die innere Sekretion der Keimdrüse. Jena 1914.

Funktion zukommt. Einer der sekundären Geschlechtscharaktere der Amphibien, der von der inneren Sekretion der Hoden abhängig ist, ist die Ausbildung der Daumenschwielen. Werden nun entweder Hoden oder Bidders Organe exstirpiert, so ist es ohne Einfluß. Werden beide entfernt, so kommen jene nicht zur Ausbildung, wohl aber wenn dann einem solchen Tier ein Bidderches Organ in den Rückenlymphsack eingeheilt wird. Das Biddersche Organ ist somit ein rudimentärer Eierstock, der einen Funktionswechsel zur innersekretorischen Drüse erfahren hat und deshalb im erwachsenen Tier erhalten bleibt Wenn es auch nur bei Kröten solch typische Ausbildung erfährt, so ist gelegentlich als Abnormität etwas ganz Ähnliches auch bei anderen Amphibien zu finden, so bei Fröschen und Salamandern.[1]

Fälle, die sich mit diesem direkt vergleichen lassen, sind äußerst selten. Ein sehr bemerkenswerter ist der akzessorische Hermaphroditismus der Pseudoneuroptere Perla marginata. Alle Männchen besitzen hier ein schön ausgebildetes, aber nicht funktionierendes Ovar vor dem Hoden gelegen, wie Fig. 86 nach Schönemund[2] zeigt. Über eine eventuelle Funktion ist hier nichts bekannt.

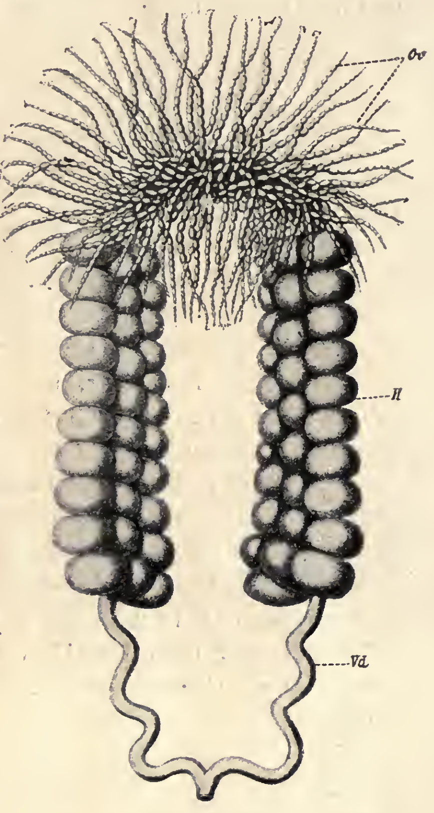


Fig. 86. Geschlechtsapparat von Perla marginata
Ov Eiröhren, *H* Hoden, *Vd* vas deferens
Nach Schönemund

Diese Erscheinung hat natürlich nichts direkt mit dem funktionellen Hermaphroditismus zu tun. Wir glauben vielmehr, daß sie verständlich wird durch die früher diskutierten Verhältnisse der

1) Literatur bei H. D. King, Some Anomalies in the Genital Organs of Bufo lentiginosus. Amer. Journ. Anat. 10, 1910.

2) Schönemund, E., Zur Biologie und Morphologie einiger Perlaarten. Zool. Jahrb. An. 34, 1912.

transitorischen Intersexualität bei Fröschen. Es handelt sich um eine embryonale Intersexualität, die, wenigstens im Fall des Bidderschen Organs, dadurch in gewissem Sinn permanent wird, daß der weibliche Drüsenteil beim Männchen in mehr oder minder großer Ausdehnung einen Funktionswechsel zur innersekretorischen Drüse erfährt und als solche unter teilweiser Beibehaltung der Gonadenstruktur fortbesteht. Bei anderen vergleichbaren Fällen allerdings ist von solchem Funktionswechsel nichts bekannt, sondern es ist das wahrscheinlichste, daß Entwicklungsverhältnisse wie bei den Pflügerschen Hermaphroditen vorliegen, die aber nicht von einer nachträglichen Elimination der ovarialen Teile des Hodens gefolgt sind. Im Prinzip ist es dann das gleiche wie das Erhaltenbleiben der Müllerschen Gänge bei vielen männlichen Amphibien oder des Epoophoron usw. beim weiblichen Säugetier. Bei Insekten und Crustaceen findet man tatsächlich alle Stufen eines solchen akzessorischen Hermaphroditismus verwirklicht, die sehr gut einer derartigen Erklärung — eine vorläufige Erklärung, solange Experimente fehlen — Raum geben. Heymons[1] konnte feststellen, daß bei Blatta germanica normalerweise ein Teil der Geschlechtsdrüsenanlage des Männchens sich ein wenig in weiblicher Richtung hin differenziert. In manchen Fällen geht es so weit, daß primitive Eiröhren gebildet werden, und Eizellen sich zu entwickeln beginnen. Gelegentlich finden sich Reste dieser Anlage bis zum Imagostadium (Isopoden, Dekapoden). Bei Orchestia enthält nach Nebeski[2] ein Teil des Hodens stets Eier. Bei Gebia sind nach Ischikawa[3] die Hoden stets differenziert in einen hinteren Ovarialabschnitt, dessen Eier aber nicht funktionieren können und einen vorderen Hodenabschnitt (Fig. 87) und gelentliche Angaben deuten auf weitere Verbreitung der Erscheinung. Hier bei den Crustaceen scheinen auch die sekundären Geschlechtscharaktere in das Phänomen einbezogen zu werden. Denn es ist oft angegeben und ein jeder, der in Kursen viele Individuen von Flußkrebsen in die Hand bekam, kann es bestätigen, daß bei Dekapoden sehr häufig die Männchen Rudimente von weiblichen Geschlechtsöffnungen und Ovidukten besitzen, während Weibchen mehr oder minder gut entwickelte Begattungsfüße produzieren.

1) Heymons, R., Über die hermaphrodite Anlage der Sexualdrüsen beim Männchen von Phyllodromia germanica. Zool. Anz. 13, 1890.

2) Nebeski, Beiträge zur Kenntnis der Amphipoden der Adria. Arb. Zool. Inst. Wien, 1880.

3) Ischikawa, C., On the Formation of Eggs in the Testis of Gebia major de Haan. Zool. Anz. 14, 1891.

An dieser Stelle findet vielleicht auch der oft zitierte Hermaphroditismus von Myxine seinen richtigen Platz. Denn Schreiner[1] hat den Nachweis erbracht, daß hier gar kein richtiger Hermaphroditismus vorliegt. Man findet vielmehr alle Übergänge von Individuen

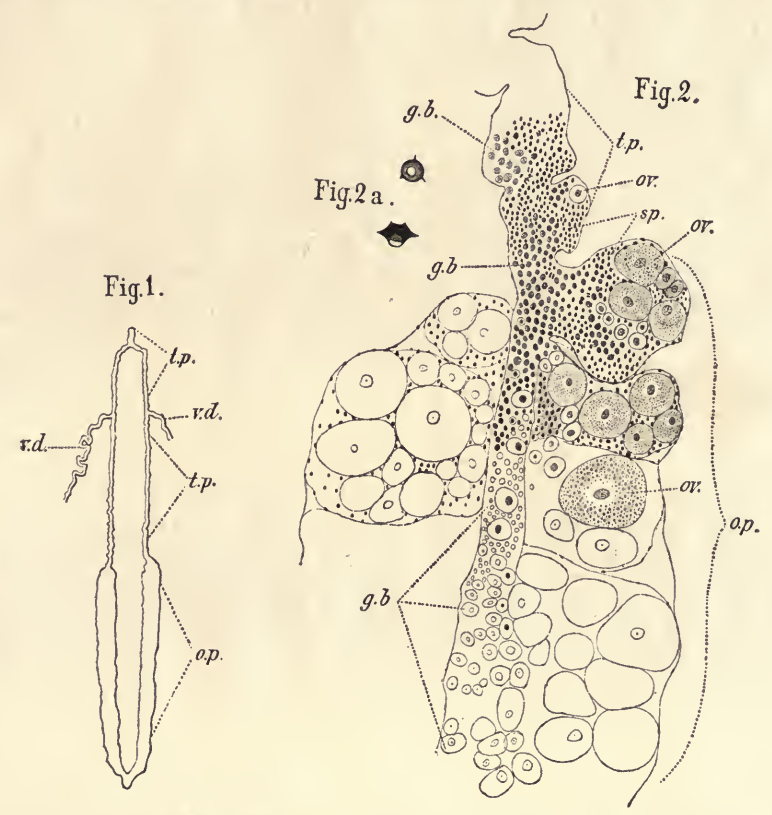


Fig. 87. Männliche Geschlechtsorgane der Krabbe Gebia major
1. Hoden von oben. 2. Längsschnitt beim Übergang des Hodenteils in den Ovarialteil
2a. Reife Samenzellen

g.b Keimbahn, *op* Ovarialteil, *ov* Eier, *sp* Sperma, *tp* Hodenteil, *vd* vas deferens. Nach Ischikawa

mit Hoden, die in ihrem vorderen Abschnitt nur ein richtiges Ei enthalten, bis zu solchen, die ein Ovarium besitzen, dem hinten ein kleiner Hodenteil ansitzt. In jedem Fall funktioniert aber nur ein Teil, und der dem anderen Geschlecht angehörige Rest ist ein funktionsloses Rudiment. Wir könnten den Fall also als Zweigeschlechtigkeit

1) Schreiner, K. E., Über das Generationsorgan von Myxine glutinosa L. Biol. Centrbl. 24, 1904.

mit akzessorischem Hermaphroditismus beider Geschlechter bezeichnen. Schade, daß dieses Objekt sich wohl kaum zu Experimenten benutzen lassen wird.

β) akzidenteller Hermaphroditismus

Giard hat als akzidentellen Hermaphroditismus die Erscheinung bezeichnet, daß gelegentlich als Abnormität innerhalb eines Hodens Eier oder innerhalb eines Ovars Spermagewebe gefunden wird. Das erstere Vorkommen ist aus den verschiedensten Gruppen des Tier-

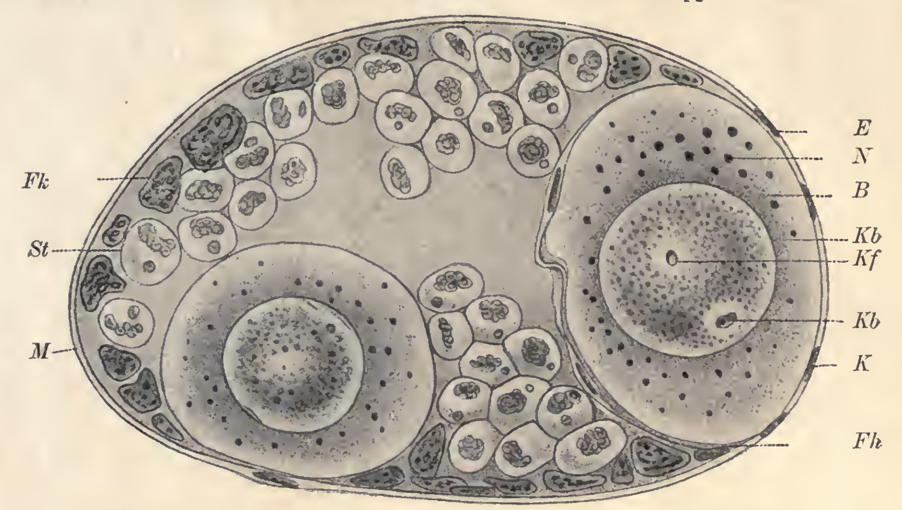


Fig. 88. Hodenbläschen eines ♂ von Potamobius astacus mit Eiern
B Eiplasma, *E* Ei, *Fh* Follikelhaut, *Fk* Follikelkern, *K* Kern der Membran, *Kb* Keimbläschen, *Kf* Keimfleck, *M* Membran des Hodenbläschens, *N* Dotter, *St* Spermatogonien.
Nach v. La Valette-St. George

reichs bekannt.[1] Besonders häufig wird es bei Crustaceen beschrieben (siehe Fig. 88), aber auch Amphibien und Säugetiere gehören hierher. Die lokale Samenbildung in einem sonst normalen Seesternovar ist in Fig. 89 illustriert. Entsprechende Fälle gibt es bei Fischen und von Apus. Selbst in dem Hoden der hermaphroditen Ascidie Fragarium hat man Eier gefunden. Es ist nun klar, daß dieser Erscheinung die größte physiologische Bedeutung zukommen würde, wenn man sie experimentell in die Hand bekommen könnte. Daß im

1) Krohn, E., Die Zeugungsorgane von Phalangium. Arch. Naturgesch., 1865. — Harms, l. c. — Agar, The spermatogenesis of Lepidosiren. Qu. J. Micr. Sc. 57, 1911. — Buchner, P., Über hermaphrodite Seesterne. Zool. Anz. 37, 1911. — Redikorzew, W., Die Zwitterdrüsenbildung einer zusammengesetzten Ascidie. Zool. Anz. 25, 1902. — Cuénot, S., Notes sur les Echinodermes III. Zool. Anz. 21, 1898.

Prinzip eine jede Urkeimzelle sich zu einem Spermatozoon oder Ei entwickeln kann, ist ja durch die Untersuchungen über Intersexualität bewiesen. Es war aber immer doch der physiologische Zustand des Gesamtorganismus, der die Entscheidung herbeiführte. Hier aber



Fig. 89. Schnitt durch den Eierstock eines Seesterns mit eingesprengtem Hodengewebe. Nach Buchner

sehen wir den Fall, daß trotz geschlechtlicher Normalität des Individuums an einer oder wenigen lokalisierten Stellen die Elemente des anderen Geschlechts erzeugt werden. Es ist klar, daß hier ein Problem vorliegt, das noch einen Schritt weiter führen sollte in der Analyse der Physiologie des Geschlechts. Wir haben bereits im Anschluß an die Betrachtung der parasitischen Kastration ausgeführt, wie wir uns wohl die Wirkung der das Geschlecht differenzierenden

Hormone vorstellen müssen. Am wahrscheinlichsten erschien es, daß die Wirkung der Hormone sich auf den gesamten Stoffwechsel bezieht und daß der spezifische hervorgerufene Stoffwechselzustand selbst die letzte und direkte Ursache der morphologischen Differenzierung zu einem Geschlecht hin ist. Wäre dies der Fall, so bedeutete es, daß in unserm Fall hier, unabhängig von den den physiologischen Gesamtzustand des Körpers beherrschenden Hormonen, an lokalisierten Stellen eine chemische Situation eintreten kann, die von der gleichen Art ist wie die durch die entgegengesetzten Hormone hervorgerufene. Die experimentelle Beherrschung des Phänomens würde daher dieses, vielleicht letzte, Problem der sexuellen Differenzierung aufklären. Sie steht aber noch aus. Natürlich wäre in diesem Fall zuerst sicherzustellen, ob es sich nicht um ein Phänomen handelt, das unserer Gruppe des akzessorischen Hermaphroditismus angehört.

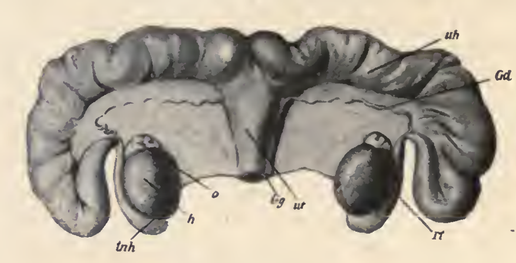




Fig. 90, 91. Halbschematische Darstellung der inneren Genitalien von Zwittern beim Schwein
Nach Pick

Gd vas deferens, *gh* gubernaculum Hunteri, *h* Hoden, *nh* Nebenhoden, *o* Ovar, *pssa* Pseudosamenblasen, *rt* rechte Tube, *sug* sinus urogenitalis, *t* Tube, *tr* lig. rotundum, *uh* Uterushorn, *um* Urethralmündung, *ut* Uterus, *va* Vagina, *w* Wulst um vas deferens

γ) Teratologischer Hermaphroditismus

Diese Gruppe wird sich vielleicht später als logisch unberechtigt erweisen. Sie umfaßt nämlich im wesentlichen Fälle, für die keine biologische Erklärung gegeben werden kann und die deshalb so lange als Abnormitäten fungieren, bis wir ihre Ursache kennen. Dann mögen sie vielleicht eines Tages eine ebensolche Bedeutung bekommen, wie etwa der Fall der Zwicke. Wir rechnen hierher die gelegentlich als Monstrositäten in den verschiedensten Tiergruppen, vor allem bei Vögeln und

Säugern, gefundenen Zwitter, bei denen meist Geschlechtsdrüsen vorhanden sind, die nebeneinander, mehr oder minder deutlich abgegrenzt, Hoden- und Eierstocksteile zeigen. Die übrigen Genitalien zeigen alle möglichen Kombinationen von beiden Geschlechtern. Etwas sehr Häufiges ist unsymmetrisches Verhalten der beiden Körperhälften. Da außerdem wenigstens in einem hierher gehörigen Fall, einem von Bond (l. c.) beschriebenen Fasanzwitter mit Zwitterdrüse auch die sekundären Geschlechtscharaktere in der rechten und linken Körperhälfte verschieden waren, so liegt vielleicht hier irgendeine Form von Gynandromorphismus, also genetischem Mosaik vor. Der Charakter solcher Zwitter sei an nebenstehenden Fig. 90, 91 von Schweinezwittern nach Pick erläutert. (Zum Vergleich ziehe man das Schema des Säugetierurogenitalapparates Fig. 110 herbei.) Fig. 90 zeigt neben Vagina und Uterus, Hoden, Nebenhoden und vas deferens, und jedem Hoden sitzt ein kappenförmiges Ovar auf. Fig. 91 zeigt ähnliche Verhältnisse aber mit größerer Asymmetrie. Rechts ist ein Hoden, links eine Zwitterdrüse von Eierstocksaussehen vorhanden. Über Steinachs Versuche siehe später bei Hermaphroditismus des Menschen.[1]

b) Funktioneller Hermaphroditismus oder Monoecie

Wie bereits in der Einleitung zu diesem Abschnitt hervorgehoben wurde, ist der echte Hermaphroditismus oder die Monoecie ein experimentell noch fast unerschlossenes Gebiet im Tierreich. Eine definitive Einordnung der Tatsachen in die auf anderem Wege erschlossenen Vorstellungen über das Geschlechtsproblem ist daher noch kaum möglich. Der folgende Versuch, darüber Klarheit zu gewinnen, kann daher nur als ein vorläufiger angesehen werden. Wenn wir die mannigfachen und biologisch merkwürdigen Tatsachen der Monoecie überblicken, so scheinen uns drei verschiedene Gruppen vorzuliegen. Bei der ersten Gruppe gehört ein Individuum dauernd genetisch nur einem Geschlecht an. Die Monoecie äußert sich entweder darin, daß ein echtes Weibchen trotz weiblicher Organisation temporär Sperma produziert (Gynomonoecie) oder gerade umgekehrt (Andromonoecie). Wir könnten also von einer unisexuellen Monoecie sprechen. In der zweiten Gruppe ist ein Individuum zuerst männlich, dann weiblich; genetisch ist es wahrscheinlich männlich (konsekutive Monoecie). Bei der dritten Gruppe besitzt das Individuum dauernd nebeneinander

1) Bond, C. T., On a Case of Unilateral Development etc. Journ. Genetics. 3, 1914. — Pick, L., Über den wahren Hermaphroditismus des Menschen. Arch. Mikr. Anat. 84, 1914; dazu eine umfangreiche kasuistische Literatur.

beiderlei Geschlechtsorgane, ist räumlich monoecisch. Letzteres schließt natürlich nicht aus, daß eine Art Geschlechtszellen früher reift als die andere. Vielleicht stellt somit diese Gruppe nur einen Spezialfall der vorhergehenden dar. Wie gesagt ist all dies nur eine vorläufige Gruppierung.

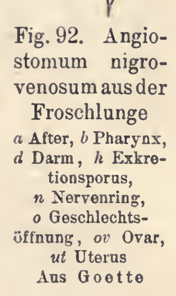
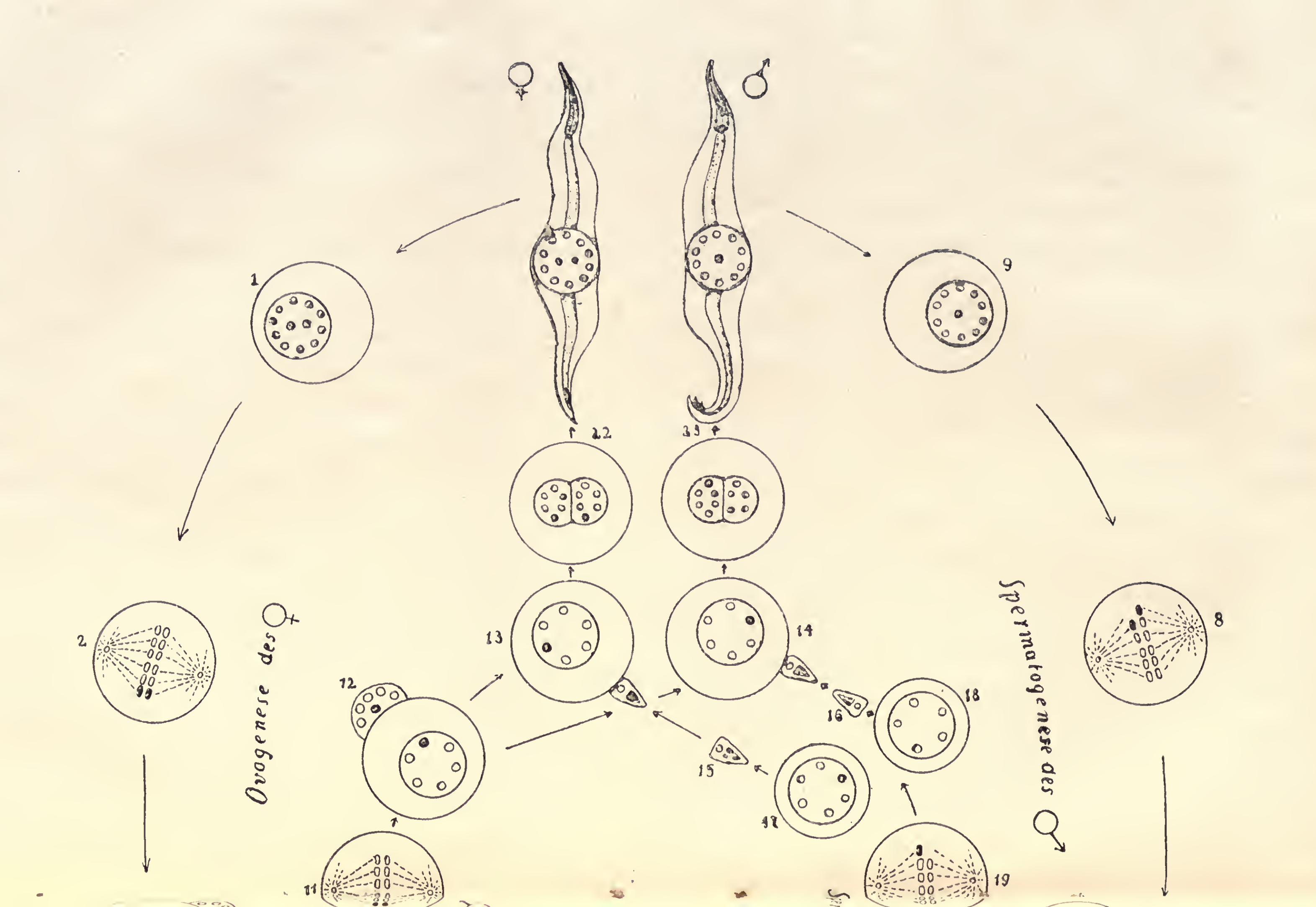


Fig. 92. Angiostomum nigrovenosum aus der Froschlunge
a After, *b* Pharynx, *d* Darm, *h* Exkretionsporus, *n* Nervenring, *o* Geschlechtsöffnung, *ov* Ovar, *ut* Uterus
Aus Goette

α) Unisexuelle Monoecie

Die häufigere Form unisexueller Monoecie scheint die Gynomonoecie zu sein. Als Typus dieser Gruppe können wir den Fall des Nematoden Angiostomum nigrovenosum betrachten. Es ist bekannt, daß bei diesem Wurm eine im Freien lebende getrenntgeschlechtliche Generation abwechselt mit einer in der Lunge des Frosches parasitierenden hermaphroditischen. Da nun bei den Nematoden der anatomische Bau der Geschlechter typisch verschieden ist, bei außerordentlicher Einheitlichkeit innerhalb der Gruppe, so ist es ein leichtes, festzustellen, daß die hermaphroditischen Tiere anatomisch Weibchen sind. Aber sie produzieren in ihren Eiröhren abwechselnd Eier und Sperma, haben also eine Zwitterdrüse (Fig. 92). Dieser Fall ist nun durch Schleip und Boveri[1] cytologisch untersucht mit folgendem Ergebnis (s. das Schema Fig. 93): „Die Weibchen der getrenntgeschlechtlichen Generation besitzen — wenigstens in der Keimbahn — 12 Chromosomen und bringen reife Eier mit 6 Chromosomen hervor; die Männchen erhalten nur 11 Chromosomen und erzeugen Spermien mit 6 und 5 Chromosomen, welche beide auch bei der Begattung in das Receptaculum des Weibchens eingeführt werden. Trotzdem können nur die Spermien mit 6 Chromosomen die Eier befruchten, wie zweifellos daraus hervorgeht, daß die nächste Generation in ihren Zellen stets 12 Chromosomen enthält. Diese, also die zwittrige und parasitisch in der Lunge des Frosches lebende Generation, besteht aus lauter Individuen, die nach dem Bau ihres Somas als Weibchen bezeichnet werden müssen, was damit in Einklang steht, daß sie dieselbe Chromosomenzahl wie die Weibchen der

1) Schleip, W. Das Verhalten des Chromatins bei Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum. Arch. Zellf. 7. 1911.



Ovogenese des ♀
Spermatogenese des ♂
1
2
9
8
22
33
13
14
12
11
15
16
17
18
19

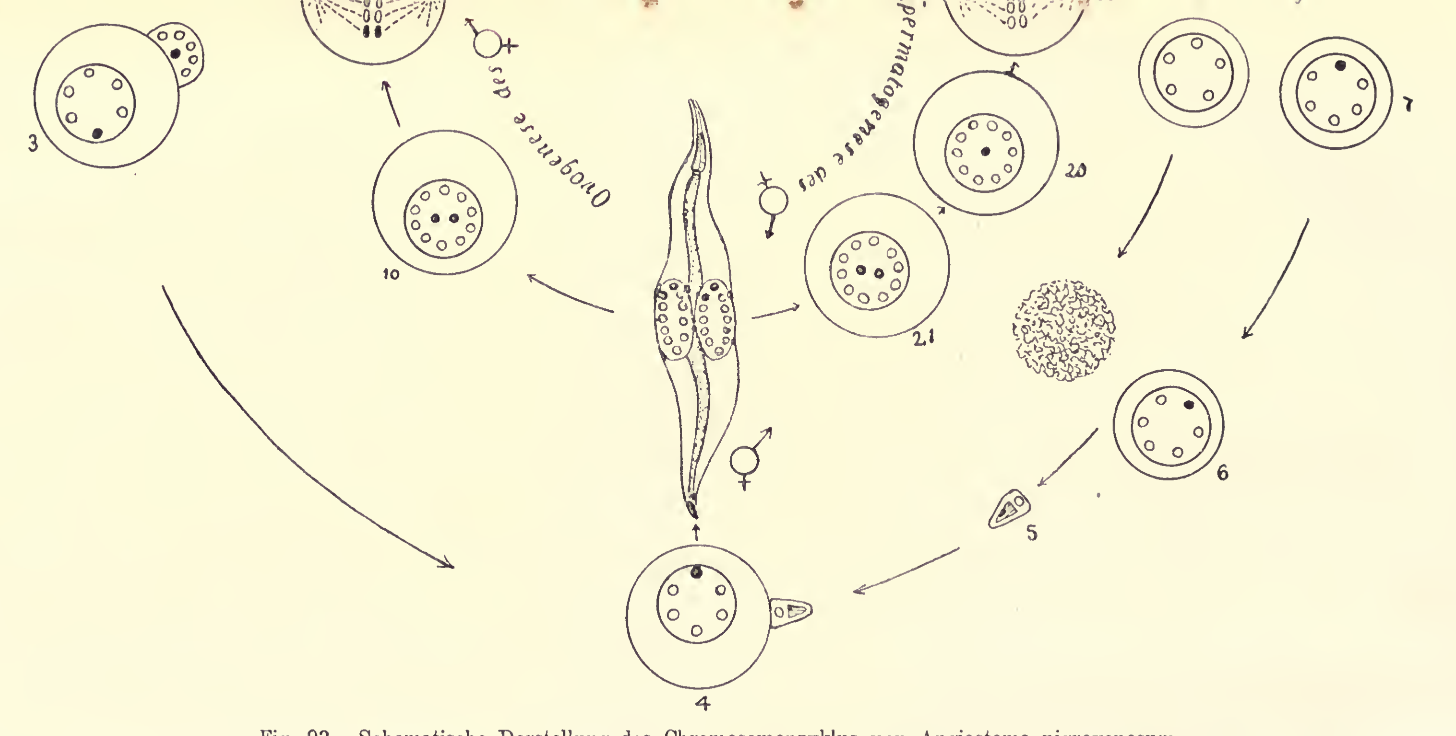


Fig. 93. Schematische Darstellung des Chromosomenzyklus von Angiostoma nigrovenosum

Äußerer Kreis Ovogenese der ♀ (1—3), Spermatogenese der ♂ 9—5. 4 Die Befruchtung, aus der der Hermaphrodit ⚥ entsteht. Innerer Kreis, dessen Ovogenese 10—12 und Spermatogenese 21—15. 18 und 17 die beiden Spermiensorten, die in 13 und 14 die gleiche Eierart befruchten. 22 Befruchtetes ♀-Ei. 23 Befruchtetes ♂-Ei

getrenntgeschlechtlichen Generation besitzen. Sie bringen aber sowohl Eier wie Spermien hervor und zwar mehrere Sätze hintereinander abwechselnd, indem die Zellen der Synapsiszone teils zu Ovozyten heranwachsen, teils ziemlich klein bleiben und so zu Spermatozoen werden. Bei der Reifung der Ovozyten sind keine Besonderheiten zu bemerken, alle reifen Eier enthalten die reduzierte Zahl, also 6 Chromosomen. In den Spermatozyten differenziert sich zuerst ein Chromosom heraus, darauf ein zweites. Das sind die beiden, dem weiblichen Geschlecht zukommenden akzessorischen Chromosomen. Diese bleiben ungepaart, während die anderen 10 Chromosomen von vornherein sich als 5 Doppelchromosomen aus dem Ruhekern heraus differenzieren; für diese ist die erste Reifungsmitose die Reduktionsteilung, die zweite die Äquationsteilung. Es kommen daher in jede Spermatide 5 gewöhnliche Chromosomen. Die ungepaart bleibenden akzessorischen Chromosomen werden zuerst längsgeteilt, bei der zweiten Mitose gelangt je eines in jede Spermatide. Aber nur in der einen Spermatide vereinigt es sich mit den 5 Autosomen, in der anderen bleibt es in der Nähe der Äquatorialebene liegen, und wenn sich das Spermium von dem Restkörper löst, bleibt es in letzterem zurück. Vermutlich wird dasjenige akzessorische Chromosom ausgestoßen, welches sich am stärksten abweichend verhält, also das in der Spermatozyte zuerst kompakt werdende. Es werden also auch bei diesen Zwittern zweierlei Spermien gebildet, solche mit 5 und andere mit 6 Chromosomen in gleicher Zahl, und daraus ist verständlich, daß die Männchen der getrenntgeschlechtlichen Generation 11 und die Weibchen 12 Chromosomen enthalten" (Schleip).

Diese Tatsachen genügen wohl, uns im Prinzip das Verständnis für den gynomonoecischen Hermaphroditismus zu eröffnen. Die parasitischen Hermaphroditen sind hier genetisch Weibchen, wie Anatomie und Chromosomenverhältnisse beweisen. Der Mechanismus, der sie mit Notwendigkeit aus den befruchteten Eiern der getrenntgeschlechtlichen Generation hervorgehen läßt, ist der von anderen Fällen (Aphiden) so wohlbekannte, daß nur eine Sorte von Spermien zur Befruchtung kommt. Diese Weibchen besitzen nun die Fähigkeit aus ihren Urgeschlechtszellen Eier wie Sperma zu bilden. Das heißt, daß hier ein Zustand normal und permanent ist, den wir bei dem akzidentellen Hermaphroditismus als Abnormität fanden. Die Erklärung dürfte also wohl die gleiche sein, nämlich daß besondere lokalisierte Verhältnisse des Chemismus dies bedingen. Wenn wir

ja auch diese Verhältnisse noch nicht definieren können, so ordnet dies immerhin auch diesen Fall den Problemen ein, die wir früher im Anschluß an die parasitische Kastration besprochen haben. Eine sehr auffällige Tatsache ist es übrigens, daß in den männlichen Geschlechtszellen des Parasiten ein Chromosom zerstört wird, so wieder die Digametie ermöglichend. Es erscheint vielleicht weniger auffallend, wenn wir annehmen, daß das Produkt des spezifischen Chemismus, das Protoplasma der Samenzellen, eben auch spezifische Eigenschaften hat und uns daran erinnern, daß Boveri[1] bewiesen hat, daß die Chromatindiminution von Ascaris von der Protoplasmakonstitution bedingt wird.

Die anderen Fälle, die zu dieser Erscheinungsgruppe gehören, stimmen, soweit Näheres über sie bekannt, im Tatsächlichen wie der Interpretation hiermit überein. Da sind vor allem jene freilebenden Nematoden, die als protandrische Hermaphroditen bekannt sind.[2] Sie sind ohne Zweifel Weibchen, deren Geschlechtsdrüse eine Zeitlang die Fähigkeit hat, Sperma zu produzieren. Maupas stellt ausdrücklich fest, daß sich dies nur auf eine geringe Zellenzahl beschränkt, die bald erschöpft wird. Im einzelnen liegen hier sichtlich sehr interessante Verhältnisse vor, über die weiteres Experimentalmaterial wünschenswert wäre. Es kommen nämlich neben diesen Gynomonoecisten auch sehr selten Männchen vor (was übrigens bestätigt, daß die Gyn. genetisch Weibchen sind), deren Prozentzahl nach Arten wechselt. Meistens haben sie keinen Begattungsinstinkt mehr. Wenn sie aber zur Befruchtung kommen, dann kann dies ohne Einfluß auf die Zahl der Männchen in der Nachkommenschaft sein, kann aber auch einen Einfluß haben. Untersuchungen von E. Krüger an einer derartigen Form (s. später) machen es wahrscheinlich, daß diese letzteren Verhältnisse mit dem Chromosomenmechanismus zusammenhängen und den Erwartungen entsprechen. Die Protandrie wird davon natürlich nicht berührt.

Soweit unsere bisherigen Kenntnisse einen sicheren Schluß gestatten, gehören zu dieser Gruppe nun auch die zwittrigen Mollusken, obwohl das auf den ersten Blick nicht sehr wahrscheinlich erscheint. Die Entscheidung auf experimenteller wie zytologischer Grundlage

---

1) Boveri, Th. Die Potenzen der Ascarisblastomeren bei veränderter Furchung. Festschr. f. R. Hertwig. 3B. 1910.

2) Maupas, E. Modes et formes de reproduction des Nematodes. Arch. Zool. exp. III. S. 8. 1900.

steht allerdings noch aus. Es liegen zwar von Demoll[1] für Helix, wie von Zarnik für Pteropoden[2] Befunde vor, die von den Autoren so gedeutet werden, daß die männlichen Geschlechtszellen zweierlei Art sind, aber nur eine Sorte zur Befruchtung kommt. Der Hermaphrodit wäre also genetisch ein Weibchen. Von den Einzelheiten sei aber abgesehen, da sie noch nicht völlig eindeutig erscheinen. Es ist aber bemerkenswert, daß man auch auf vergleichend morphologischer Grundlage zur Anschauung gelangt ist, daß diese Hermaphroditen Gynomonoecisten sind. Pelseneer[3] hat diesen Standpunkt durchgeführt und zu begründen versucht. Die Schwierigkeit ist nicht so groß bei Formen, denen differenzierte Ausführgänge und Begattungsapparate fehlen. So ist etwa die Tatsache, daß es Austern und Pectenarten gibt, die protandrische Hermaphroditen sind, während andere getrenntgeschlechtlich sind, wenn mit den Nematoden verglichen, recht schwerwiegend. Die Schwierigkeiten kommen erst angesichts der Tatsachen, daß bei den hermaphroditen Gastropoden beiderlei sekundäre Geschlechtscharaktere vorhanden sind. Pelseneer weist allerdings darauf hin, daß sich bei Pulmonaten die männlichen Geschlechtsgänge erst sekundär den weiblichen zugesellen und daß das Fehlen der männlichen Teile eine häufige Abnormität sei, das Umgekehrte nie vorkomme. Wie gesagt, eine auf Experimente gegründete Entscheidung fehlt noch. Es ist aber auch nicht möglich, auf Grund biologischer Daten feste Vorstellungen zu bilden. Sehr viele Pulmonaten sind protandrisch; bei anderen reifen beiderlei Geschlechtsprodukte während der ganzen Lebensdauer (Helix arbustorum, nach Buresch), bei Limax maximus findet Babor[4], daß die Individuen erst weiblich sind, dann hermaphrodit, dann männlich, dann wieder hermaphrodit und schließlich wieder weiblich.

Das physiologische Interesse richtet sich in diesem Fall natürlich auf die Erzeugung von beiderlei Geschlechtszellen in einer Zwitterdrüse, wie das bei der Mehrzahl dieser Mollusken der Fall ist, ja sogar im selben Drüsenacinus (bei Valvata, Ostrea, Pulmonaten,

---

1) Demoll, R. Die Spermatogenese von Helix pomatia L. Zool. Jahrb. Suppl. 15, 1912.

2) Zarnik, B. Über den Chromosomencyklus bei Pteropoden. Verh. deutsch. Zool. Ges., 1911.

3) Pelseneer, P. Hermaphroditism in Mollusca. Quart. J. Micr. Sc. 37. 1894/95.

4) Babor, J. Ein Beitrag zur Geschlechtsmetamorphose. Verhdlg. Zool. Bot. Ges. Wien 1898.

Neomeniiden). Die Reifung der Geschlechtszellen erfolgt allerdings meist nicht gleichzeitig; meist liegt Protandrie vor, bei Limax Protogynie. Über die Bedingungen dieser Differenzierung wissen wir nun wenigstens ein ganz klein wenig: Ancel wie Buresch[1] haben festgestellt, daß die gleichen Urgeschlechtszellen zu Eiern oder Spermien heranwachsen, je nachdem sie mit einer sogenannten Nährzelle in Verbindung treten oder nicht. Was das physiologisch bedeutet, wissen wir nicht. Vielleicht wird ein Fingerzeig durch die folgende Tatsache gegeben: Wir konnten zeigen[2], daß die Differenzierung einer Samenzelle in ein Spermatozoon in gewissem Maße von osmotischen Bedingungen kontrolliert wird, deren Regulation die Follikelzellen besorgen, die physiologisch wohl den Eifollikelzellen verwandt sind.

All dies läßt uns nun aber durchaus im dunkeln über die physiologische Basis der Gynomonoecie. Wodurch unterscheiden sich solche Weibchen von gewöhnlichen? Besondere Quantitäts- oder Reaktionsverhältnisse der Geschlechtsenzyme reichen nicht zur Erklärung aus. Der besondere physiologische Zustand mit seinen lokalisierten, mosaikartigen oder zeitlichen Schwankungen muß vielmehr auf einer Besonderheit der genetischen Konstitution beruhen, die uns bis jetzt mechanisch wie physiologisch unbekannt ist, und auch mit dem Wort „Faktor für Monoecie" nicht erklärt wird.

Andromonoecie scheint viel seltener zu sein als Gynomonoecie; unter den Nematoden soll sie bei Bradynema rigidum vorhanden sein. Doch ist uns kein genau analysierter Fall bekannt.

β) Konsekutive Monoecie

Die wichtigsten Beispiele dieser Gruppe finden sich einmal bei den isopoden Crustazeen und zwar bei der schwach parasitischen Gruppe der Cymotheiden und den parasitischen Epicariden[3]. Die Haupttatsache ist die, daß jedes Individuum als freilebende Larve ein Männchen ist und die parasitischen Weibchen begattet, dann sich selbst festsetzt und in ein Weibchen verwandelt. Als Beispiel diene

---

1) Ancel, P. Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia. Arch. Biol. 19, 1903. — Buresch, J. Untersuchungen über die Zwitterdrüse der Pulmonaten. Arch. Zellf. 7, 1912.

2) Goldschmidt, R. Untersuchungen über Spermatogenese in vitro. Arch. Zellf. 14, 1917.

3) Mayer, P. Carcinologische Mitteilungen 6. Mittl. Zool. St. Neapel 1, 1879. — Caullery, M. Recherches sur les Liriopsidae etc. Ibid. 18, 1908. — Bonnier, J. Contribution à l'étude des Epicarides. Trav. Wimmereux. 8, 1900. — Smith, G. Rhizocephala. Neapel. Monogr. 29, 1906.

Danalia, eine der Liriopsiden, die selbst parasitisch auf einer anderen parasitischen Rhizocephale leben. Aus den Eiern dieses Parasiten entwickeln sich freischwimmende Larven, Cryptoniscus genannt, die die funktionierenden Männchen sind. Sie suchen ein erwachsenes

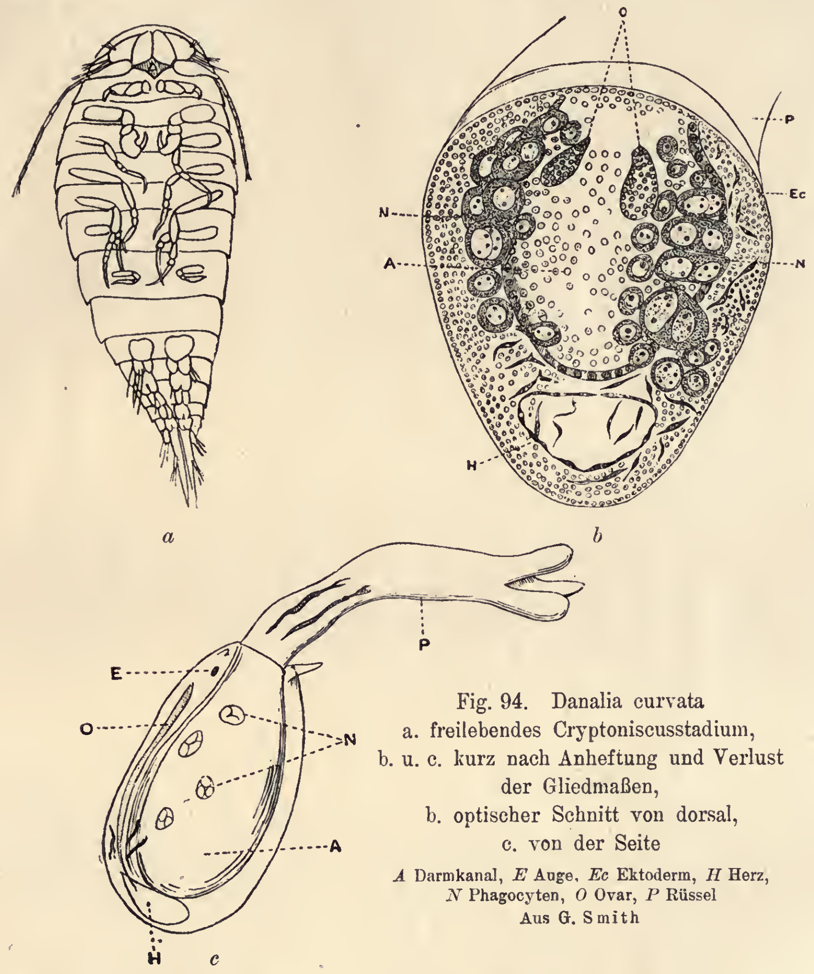


Fig. 94. Danalia curvata
a. freilebendes Cryptoniscusstadium,
b. u. c. kurz nach Anheftung und Verlust der Gliedmaßen,
b. optischer Schnitt von dorsal,
c. von der Seite

A Darmkanal, *E* Auge, *Ec* Ektoderm, *H* Herz, *N* Phagocyten, *O* Ovar, *P* Rüssel
Aus G. Smith

Weibchen auf und befruchten es und dann setzen sie sich selbst fest. Die morphologischen Umwandlungen, die sie dann erfahren, bestehen in vollständiger Formveränderung und Annahme der weiblichen Organisation. Alle männlichen Teile werden von Phagocyten vollständig zerstört (wir verweisen hier auf das früher über Phagocyten und Chemismus Gesagte). Dann entwickeln sich die weiblichen Organe. Die männliche Larve hatte übrigens schon am Vorderende

ihrer Geschlechtsdrüse eine Anlage des Ovars (Fig. 94). Im Prinzip sind die Vorgänge bei den anderen parasitischen Isopoden mit konsekutiver Monoecie nicht anders.

G. Smith hat vor allem darauf bestanden, daß all diese Hermaphroditen genetisch Männchen darstellen. Er schließt es aus dem Vergleich mit uns schon bekannten Erscheinungen an anderen

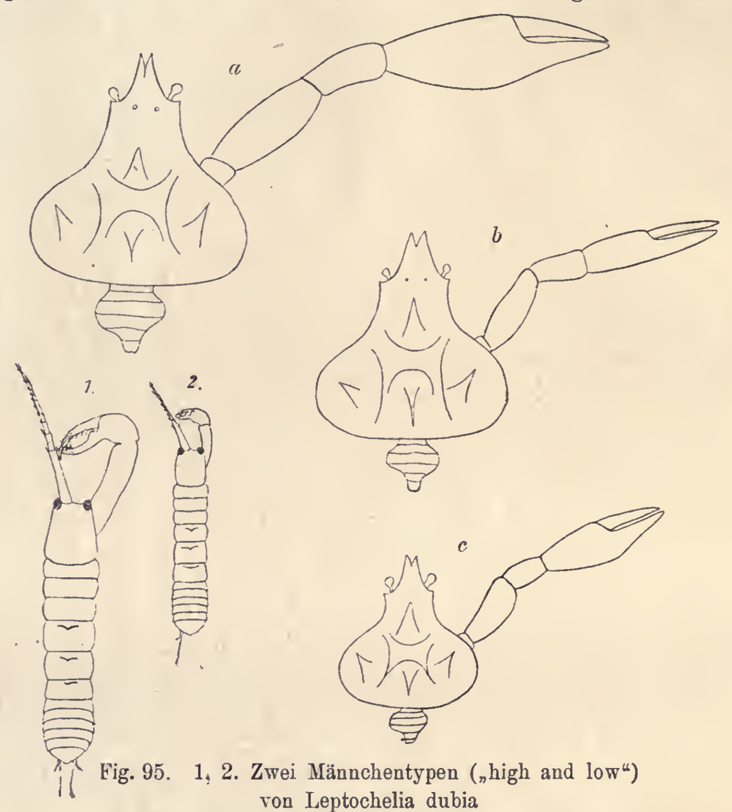


Fig. 95. 1, 2. Zwei Männchentypen („high and low“) von Leptochelia dubia
a, *b*, *c* die drei Männchentypen von Inachus thoracicus („high, middle, low“)
Nach G. Smith

Crustazeen, nämlich den Umwandlungen der parasitär-kastrierten Inachusmännchen, dem Vorhandensein ovarialer Teile in den Hoden anderer Krebse (Orchestia, Gebia) und im Zusammenhang mit seinen allgemeinen Anschauungen über Geschlechtsbestimmung durch Stoffwechselbesonderheiten. Zur Begründung zieht er auch gewisse Tatsachen herbei, die wir bisher noch nicht besprochen haben, und die auch an sich sehr interessant sind.[1] Bei gewissen Krabben finden

1) Smith, G. High and Low Dimorphism. Mittl. zool. St. Neapel 17, 1905.

sich während der Fortpflanzungszeit drei verschiedene Arten von Männchen (Fig. 95); kleine Männchen mit geschwollenen Scheren, mittelgroße mit abgeflachten Scheren und große mit sehr geschwollenen Scheren. Die ersteren und letzteren sind sexuell völlig normal, die mittleren aber, mit ihren mehr weiblich erscheinenden Scheren, enthalten geschrumpfte Hoden mit wenigen Spermatozoen. Er vergleicht dieses Verhalten auch mit dem sexuellen Dimorphismus gewisser lamellicornen Käfer, bei denen kleine Männchen mit schwach entwickelten sekundären Geschlechtscharakteren neben normalen großen vorkommen. Die mittelgroßen Krabben werden nun betrachtet als Tiere, die in einem Zustand aktiven Wachstums mit Unterdrückung der sexuellen Reife sich befinden. Er schließt also, daß die männlichen Crustazeen die Fähigkeit haben, in eine Art hermaphroditen Zustand zu geraten, wenn die Stoffwechselaktivität sich auf Kosten der sexuellen Aktivität steigert. Und dieser Wechsel soll sich bei jenen Isopoden durch Übergang zum Parasitismus vollziehen.



Fig. 96. Kette von Crepidula fornicata auf einer Schale *SH* festgewachsen

Von *A—G* wechseln die Individuen von Weibchen über Zwitter zu Männchen. Nach Orton

Bei diesen Crustazeen liegen bisher noch keine Versuche vor, die eine klare Stellungnahme ermöglichen würden. Dagegen können wir vielleicht zu einer besseren Einsicht der Verhältnisse gelangen, wenn wir die interessante Biologie gewisser prosobranchiaten Schnecken betrachten, wie sie biologisch wie experimentell von Conklin, Orton, Gould[1] studiert wurden. In der Familie Calyptraeiden finden sich fast oder völlig sedentäre Formen der Gattung Crepidula, die auf Austernschalen oder den von Einsiedlerkrebsen bewohnten Schneckenhäusern sich festsetzen und hier zeitlebens haften bleiben. Diese Formen zeigen, wie es scheint, ausnahmslos, sogenannten protandrischen Hermaphroditismus. Jedes Individuum ist zuerst funktionell und strukturell Männchen, dann werden die männlichen Organe

1) Conklin, E. G., Environmental and sexual dimorphism in Crepidula. Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia 1898. — Orton, J. H., On the occurrence of protandric hermaphroditism in the Mollusc Crepidula fornicata. Proc. R. Sc. London 81 B, 1909. — Gould, H. N., Studies on sex in the hermaphrodite Mollusk Crepidula plana. I. Journ. Exp. Zool. 23. 1917. II. Ibid.

rückgebildet, während die weiblichen sich entwickeln, so daß eine Art hermaphroditen Stadiums folgt, dem sich dann ein rein weibliches Stadium anschließt. Das ist besonders klar bei solchen Formen, die Ketten bilden, indem sich stets die neukommende Larve an ein schon festgesetztes Tier ansetzt und so fort. In diesen Ketten sind dann die ältesten und größten Tiere ♀, die mittleren Glieder der Kette verschiedene Stufen von Hermaphroditen und die jüngsten und kleinsten ♂ (Fig. 96).

Bei einer dieser Arten nun, Crepidula plana, konnte Gould merkwürdige Verhältnisse feststellen. Junge Tiere, die auf frischen Schalen gefunden werden, sind gewöhnlich sexuell Neutra. Werden sie, ebenso auch wie Männchen, für sich gehalten, so entwickeln sie sich bald zu Weibchen. Werden sie aber mit größeren Tieren, sowohl Weibchen als Männchen, zusammengebracht, so gehen sie alsbald in die männliche Phase über. Alle Experimente zeigten, daß die Anwesenheit größerer Tiere nötig ist, um die Entwicklung der männlichen Phase herbeizuführen. Larven, die sich ohne die Nähe der größeren Individuen entwickeln, durchlaufen wahrscheinlich nie die männliche Phase: aber sie kann in einem ziemlich breiten Spielraum der Entwicklungszeit ausgelöst werden, wenn große Tiere zugesetzt werden. Wenn nach der männlichen Phase in der Übergangszeit zur weiblichen Phase der Reiz (große Nachbarn) nochmals ausgeübt wird, so kann bis zu einem gewissen Maß die männliche Phase wiederholt werden. Dies Experiment gelingt aber nicht mehr, wenn die weibliche Phase richtig eingesetzt hat. Während der männlichen Phase aber ist das Körperwachstum verzögert; es ist jedoch ein sehr rasches bei den Neutren oder den Tieren, die die männliche Phase hinter sich haben. Irgendein Befund, der die Art des Reizes, den die großen Tiere ausüben, erklären könnte, wurde nicht gemacht.

Wenn wir nun diese interessanten Befunde betrachten, so fällt uns als für eine Interpretation von Wichtigkeit sogleich die Feststellung über die verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit der Neutren und weiblichen Phase einerseits, der männlichen Phase andererseits auf. Hier haben wir die so wichtige Differenzierungsgeschwindigkeit, deren Bedeutung uns von der Diskussion der Intersexualität her wohlbekannt ist. Und wir sehen, worin der rätselhafte Einfluß der großen Tiere zunächst besteht: er verlangsamt die Differenzierung. Wodurch dies zustande kommt ist unbekannt, da Gould keinerlei positive Resultate erhalten konnte; aber die Tatsache ist hochbedeutsam, denn sie erlaubt es uns, den Anschluß an die Erscheinungen der Inter-

sexualität herzustellen. Wir sehen folgendes: 1. Bei den andern Crepidulaarten entwickelt sich ebenso wie bei den vorhergenannten Krebsen jedes Individuum zunächst zu einem Männchen. 2. In beiden Fällen sind diese Männchen freischwimmend resp. beweglich, während die spätere weibliche Phase sedentär ist, nämlich parasitisch oder kommensal. 3. Bei C. plana tritt die männliche Phase nur ein, wenn die Entwicklung durch die Anwesenheit größerer Tiere gehemmt wird. Es muß also wohl in allen Fällen genetisch Gleiches vorliegen und die Besonderheit der C. plana besteht nur darin, daß der die weibliche Phase bedingende besondere physiologische Zustand, den der Parasitismus oder Commensalismus hervorruft ohne den paralysierenden Einfluß der großen Nachbarn mit großer Geschwindigkeit erreicht wird. Erinnern wir uns nun einmal der Erklärung der normalen und intersexuellen Männchen von Lymantria. Dort hatten wir normale Männchen, wenn die langsamer verlaufende Produktion der weiblichen Hormone (verglichen mit den Hormonen der männlichen Differenzierung) erst nach dem Abschluß der Entwicklung ein wirksames Quantum erreicht haben würde; fiel dieser Zeitpunkt noch in die Entwicklungszeit, so erhielten wir Intersexe. Denken wir uns nun einmal, daß ein solcher männlicher Schmetterling imstande wäre ein parasitisches Leben zu beginnen und weiterzuwachsen: Dann müßte er sich unbedingt in ein Weibchen verwandeln. Wir behaupten daher, daß diese konsekutiven Hermaphroditen genetische Männchen sind, deren Existenz durch Parasitismus oder Kommensalismus sozusagen über ihre eigentliche Lebenszeit hinaus verlängert wird, so daß sie ihre weibliche Phase noch erleben. Jedes Insekt würde sich ebenso verhalten, wenn es physiologisch in die Lage kommen könnte und jedes Amphibium, Vogel, Säugetier ebenso, wenn nicht hier die innere Sekretion der Gonade dauernd die andersgeschlechtige Phase unterdrückte. Wir können somit die Verhältnisse des konsekutiven Hermaphroditismus mit der folgenden, uns jetzt wohlbekannten, Kurve ausdrücken (Fig. 97). Die Kurve paßt für alle genannten Fälle. Im Fall der Crepidula plana kommt hinzu, daß die Differenzierungsgeschwindigkeit von Anfang an so groß ist, daß die männliche Phase nur klar zur Ausbildung kommt, wenn diese Geschwindigkeit durch den unbekannten Einfluß der Anwesenheit großer Tiere herabgesetzt wird. So können wir, wenigstens im Prinzip, die wichtigen Verhältnisse dieser Tatsachengruppe verstehen.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß in diese Gruppe auch der von Cuénot[1] entdeckte absonderliche Hermaphroditismus der Asterina gibbosa gehört, der nach geographischen Regionen verschieden auftritt. In Roscoff ist jedes Individuum zuerst ein Männchen, dann ein Weibchen für den Rest seines Lebens; in Banyuls ist es ähnlich, aber die beiden Perioden greifen mehr ineinander über und in Neapel kommen die verschiedenen Typen irregulär vor. Eine experimentelle Analyse dieses Falles wäre sehr interessant.

Wir haben somit, ebenso wie G. Smith, die Ansicht vertreten, daß die konsekutiven Hermaphroditen genetisch Männchen sind. Es

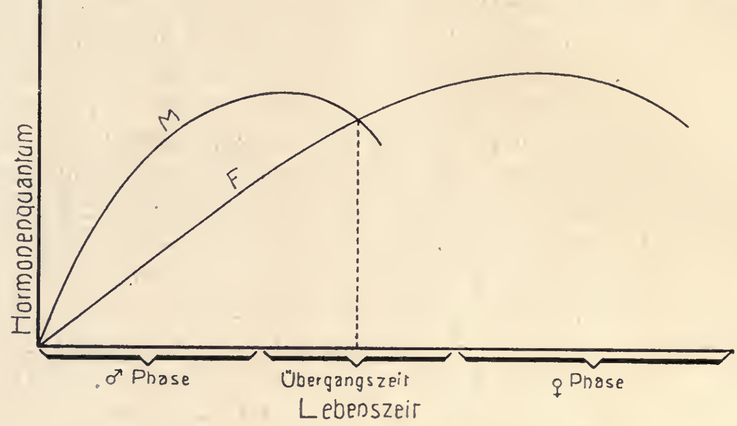


Fig. 97. Kurve zum Geschlechtszyklus der Crepidula

muß aber betont werden, daß auch die Möglichkeit vorliegt, sie anders aufzufassen. Der Beweis, daß sie genetische Männchen sind, kann erst als erbracht betrachtet werden, wenn gezeigt wird, daß zwei Sorten von Eiern oder von Spermien gebildet werden, die eine Sorte aber nicht funktioniert. „Genetisch Männchen" hat ja nur einen Sinn, wenn auch genetische Weibchen vorstellbar sind. Es könnte aber auch sein, daß die Hermaphroditen genetisch gar kein Geschlecht hätten, d. h. daß alle Gameten funktionsfähig und gleich sind und jede Befruchtung deshalb dieselbe Kombination in bezug auf die Quanten der beiden Geschlechtsenzyme bedingt. Dann hätten wir hier ein drittes Geschlecht.

γ) Räumliche Monoecie.

Die räumliche Monoecie ist der Zustand des Hermaphroditismus im engsten Sinne, das Vorhandensein beider Geschlechtsdrüsen mit

1) Cuénot, L., Notes sur les Echinodermes III. Zool. Anz. 21. 1898.

der Gesamtheit der akzessorischen Organe nebeneinander in einem Individuum. In diesen Fällen liegt bisher kein zwingender Grund vor, den Hermaphroditen als Modifikation eines Geschlechts zu betrachten: der monoecische Hermaphrodit ist vielmehr eine Mosaikbildung beider Geschlechter. Wir werden daher auch nicht erstaunt

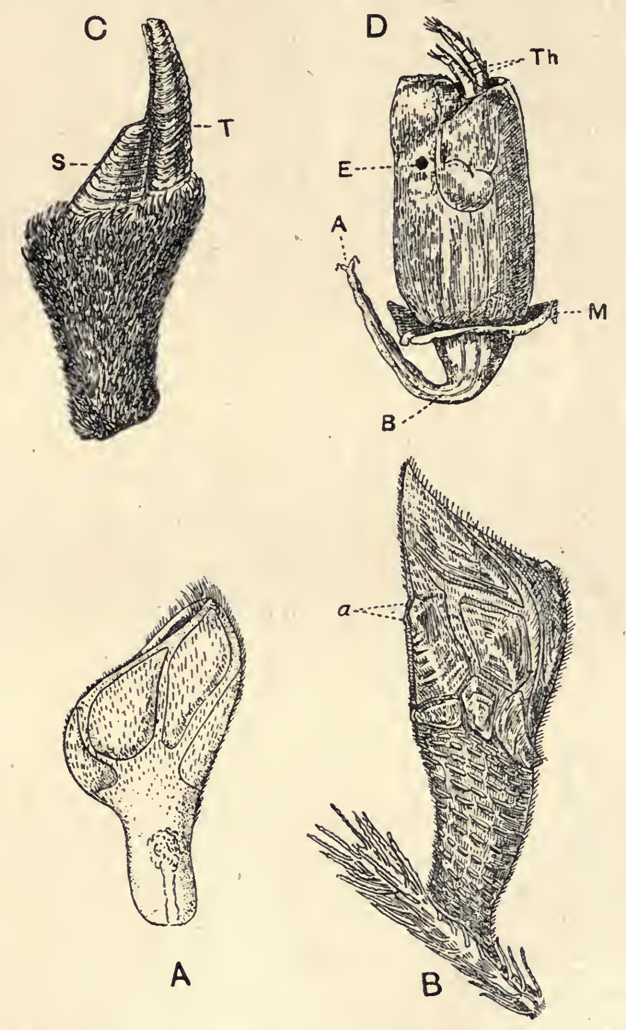


Fig. 98. Geschlechtstiere von Cirrhipedien. Nach G. Smith

A Komplementärmännchen von Scalpellum peronii.
B Hermaphrodites Individuum von S. vulgare. *a* ansitzende Komplementärmännchen.
C ♀ von Ibla cumingii. *S* scutum, *T* tergum (nach Darwin).
D Zwergmännchen desgl. *A* Antenne, *B* steckt im ♀, zu dem das Stück Haut *M* gehört, *E* Auge, *Th* Thorakalanhänge

sein, bei solchen Formen, etwa Oligochaeten, Turbellarien, Trematoden, Cestoden, keinerlei cytologische Besonderheiten zu finden, da diese ja nur mit dem Mechanismus der Differenzierung zweier Geschlechter verbunden sind. Worauf nun genetisch oder physiologisch diese Monoecie beruht, wissen wir nicht, da bisher jegliche Experimentalkenntnis darüber fehlt. Und es ist nicht ganz ungefährlich, von den Verhältnissen bei monoecischen Pflanzen, wo einiges Experimentalmaterial vorliegt, auf das Tierreich zu schließen, worauf Correns[1] besonders hingewiesen hat. Wenn es allerdings überhaupt etwas im Tierreich gibt, das der pflanzlichen Monoecie gleich ist, so ist es die hier behandelte Gruppe. Und dafür sprechen auch die folgenden Tatsachen: Bei mehreren Gruppen von Monoecisten findet man die merkwürdige Erscheinung von „Komplementärmännchen", die mehr oder minder regelmäßig neben den Wechselbegattung ausübenden Hermaphroditen gefunden werden. Das klassische Beispiel dafür sind die Cirrhipedien. Bei Scalpellum vulgare z. B. finden sich in der Manteltasche der Hermaphroditen stets eine Anzahl winziger Männchen, die Darwin Komplementärmännchen nannte.[2] Es sind kleine rudimentäre Skalpellen, die fast nichts als Geschlechtsorgane enthalten (Fig. 98). Es ist nun bemerkenswert, daß es mehrere verwandte Spezies gibt — sowohl bei Scalpellum, wie bei der analogen Ibla —, bei denen die Geschlechter getrennt sind in Weibchen und den Komplementärmännchen gleichende Zwergmännchen. Auf die Bedeutung dieser Tatsachen wird nun vielleicht Licht geworfen durch Verhältnisse bei anderen hermaphroditen Gruppen. Bei manchen Myzostomaarten findet man stets ein größeres und ein kleineres Tier beisammen, wobei letzteres ein Komplementärmännchen darstellt. Wheeler[3] zeigte nun, daß jedes Individuum die männlichen Organe zuerst entwickelt, bevor es als richtiger Hermaphrodit erscheint und daß somit die Komplementärmännchen nichts sind, als auf frühem Entwicklungsstadium stehen gebliebene Hermaphroditen. Noch schöner aber zeigt sich das gleiche bei der Trematodengruppe der Didymozoen, bei denen, wie nebenstehende Fig. 99 zeigt, Hermaphroditen durch Rudimentation eines Geschlechtsapparates zu ♀ und ♂ geworden

---

1) Correns, C., Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. Biol. Centralbl. 36. 1916.

2) Gruvel, Monographie des Cirrhipèdes. Paris 1905.

3) Wheeler, E. M., The sexual phases of Myzostoma. Mitt. Zool. St. Neapel 12. 1897.

sind, die sogar Geschlechtsdimorphismus zeigen: das Zwergmännchen ist dem Weibchen angeheftet.[1]

Zwei Hermaphroditen können also sekundär als Männchen und Weibchen erscheinen durch Rudimentation der Organe des anderen Geschlechts. Auch dabei ist ein Zeitfaktor im Spiel, indem die männlichen Organe auch normalerweise zuerst fertig sind und die weiblichen noch funktionieren, wenn die ersteren schon erschöpft sind. Für die zukünftige experimentelle Erforschung wird das von Wichtigkeit sein. Jedenfalls läßt dies es auch wahrscheinlich erscheinen, daß die Komplementärmännchen Hermaphroditen sind und daß bei den getrennt geschlecht-

Fig. 99. Wedlia bipartita. *a* ♀ mit anhaftendem ♂. *b* ♀ stärker vergrößert. *c* desgl. ♂

Dsch Darmschenkel (*l.* u. *r.* = linker und rechter), *Dst* Dotterstock, *Gö* Genitalöffnung, *H* Hoden, *Kst* Keimstock, *Msn* Mundsaugnapf, *N* Zentralnervensystem, *Oe* Oesophagus, *Ph* Pharynx, *Rs* Recept. seminis, *Ut* Uterus, *Vd* vas deferens, *Wg* rudimentärer weiblicher Genitalkomplex. Nach Odhner aus Goldschmidt

1) Odhner, Th., Zur Anatomie der Didymozoen. Zool Stud. til Prof. Tulberg, Upsala 1907.

lichen Vertretern dieser Gruppe die Zwergmännchen ebenso zu deuten sind, die Weibchen aber alten Hermaphroditen entsprechen. Für die Männchen läßt sich wenigstens die Tatsache anführen, daß die Komplementärmännchen von Scalpellum peronii Eizellen im Hoden produzieren. Es sei schließlich bemerkt, daß G. Smith auch für diese Cirrhipedien die Ansicht vertritt, daß sie eigentlich Männchen, also Andromonoecisten, sind. Die Richtigkeit dieser Idee läßt sich im Augenblick weder bestreiten noch beweisen. Es wäre schon denkbar, daß diese Monoecisten dieselbe genetische Grundlage wie die vorige Gruppe besitzen, mit dem einzigen Unterschied, daß das Erscheinen und Funktionieren der Organe eines Geschlechts die des anderen nicht stört.

c) Zusammenfassung

Es erscheint nützlich zum Schluß nochmals zusammenzufassen, welche gänzlich verschiedenartigen Erscheinungen als Hermaphroditismus beschrieben werden können. Allen ist gemein, daß beide Arten von Geschlechtszellen im gleichen Individuum gebildet werden, aber genetisch wie physiologisch sind die einzelnen Gruppen völlig verschieden. Die Gruppe des Hermaphroditismus wird wohl nahezu aus der tierischen Biologie verschwinden, sobald die Einzelerscheinungen völlig geklärt sind.

1. Intersexualität. Ein Intersex ist genetisch ein Männchen oder Weibchen, das aus genetischen oder physiologischen Gründen von einem bestimmten Moment seiner Entwicklung an sein Geschlecht wechselt. Bestimmte Stufen der Intersexualität können dann unter don Begriff Hermaphrodit fallen.
2. Gynandromorphismus. Ein Gynandromorph ist eine Mosaikbildung in bezug auf die geschlechtliche Differenzierung, bedingt durch abnorme celluläre Verhältnisse, die manchen Zellgruppen die Chromosomenkombination des einen, anderen die des anderen Geschlechts zuteilt. Fallen die Geschlechtsdrüsen in beide Gruppen, dann ist der Zustand ein hermaphroditer.
3. Akzessorischer Hermaphroditismus. Im Anschluß an den Hoden bildet sich ein rudimentäres Ovar, das aber sexuell funktionslos ist. Die Erscheinung steht gewissen Typen der Intersexualität physiologisch nahe.
4. Akzidenteller Hermaphroditismus. Im Hoden kommen gelegentlich Eizellen und im Ovar Spermagewebe vor. Die Ur-

sache ist unbekannt, besondere lokale Abnormitäten im Chemismus sind denkbar.

5. Teratologischer Hermaphroditismus. Als Abnormitäten auftretende hermaphrodite Individuen in zweigeschlechtigen Organismen. Wenn die Ursache ihrer Entstehung bekannt wäre, könnten sie vielleicht einer der anderen Gruppen (wahrscheinlich Gynandromorphismus) eingereiht werden.
6. Unisexuelle Monoecie. Ein Weibchen (oder Männchen) bildet zu gewissen Zeiten Sperma im Ovar (oder Eier im Hoden), wodurch biologisch das andere Geschlecht überflüssig wird und mehr oder minder verschwindet. Besondere biologische Verhältnisse gehen mit der Erscheinung Hand in Hand.
7. Konsekutive Monoecie. Jedes Individuum ist erst männlich, dann weiblich. Genetisch sind es Männchen oder Neutra. Die Erscheinung ist mit besonderen biologischen Verhältnissen kombiniert (Parasitismus, sedentäre Lebensweise) und ist physiologisch der Intersexualität nahe verwandt.
8. Räumliche Monoecie. Der echte, funktionelle Hermaphroditismus, dessen genetische Basis noch unbekannt ist. Er mag später unter Klassen 6, 7 aufgeteilt werden.

C. Parthenogenese und Geschlecht

Zu den bekanntesten Erscheinungen der Sexualität gehören die Beziehungen zwischen Parthenogenese und Geschlecht, die bei manchen Tiergruppen den auffallendsten und meistdiskutierten Teil ihrer Biologie bilden. Eine jede Lösung des Geschlechtsproblems sollte daher auch eine genügende Erklärung jener Erscheinungen liefern ja teilweise an ihnen ihren Prüfstein finden. Tatsächlich lassen die Erscheinungen sich vollständig in unsere vorher gewonnenen Erkenntnisse einordnen, wie im folgenden ausgeführt sei:

a) Parthenogenese und der Mechanismus der Geschlechtsverteilung

Wir wissen daß der normale Mechanismus der Geschlechtsverteilung in dem Chromosomenmechanismus gegeben ist, der das quantitative Verhältnis der Geschlechtsenzyme regelt. Wenn daher im Zusammenhang mit der Parthenogenese eine besondere Verteilung der Geschlechter erfolgt, so ist diese erklärt, wenn ein entsprechender Chromosomenmechanismus sich nachweisen läßt. Wenn wir nun auf

unseren früheren Erörterungen über diesen Mechanismus und seine Bedeutung fußen, so sind die Erwartungen folgende: Wir hatten stets zwischen zwei Typen unterscheiden müssen, dem mit weiblicher und dem mit männlicher Heterozygotie. Für den ersteren Fall war die Formel (F) Mm = ♀, (F) MM = ♂; auf die Geschlechtschromosomen übertragen bedeutete es, daß die Anwesenheit von einem X-Chromosom die quantitativen Verhältnisse zugunsten der Weiblichkeit regulierte, die von 2 X-Chromosomen aber zugunsten der Männlichkeit. Umgekehrt bedingten bei männlicher Heterozygotie mit den Formeln (M) Ff = ♂, (M) FF = ♀, ein X-Chromosom männliche, zwei X-Chromosomen weibliche Entwicklung. Daraus folgt, daß, wenn Parthenogenese zur Entwicklung nur eines bestimmten Geschlechts führt, ein Mechanismus dafür sorgen muß, daß die richtige Kombination der X-Chromosomen erzielt wird. Was mit den übrigen Chromosomen geschieht, ist irrelevant. Das Vorhandensein normaler oder reduzierter Chromosomenzahl im parthenogenetischen Ei hat daher nur soweit Bedeutung, als es auch das Vorhandensein von 1 oder 2 X-Chromosomen betrifft. Es ist gut, sich darüber völlig klar zu sein, da sonst eine heillose Verwirrung entstände angesichts der Tatsache, daß es parthenogenetische Eier gibt, die ohne Reduktion nur Weibchen liefern, solche, die mit Reduktion nur Männchen liefern usw. Betrachten wir nun von diesem Gesichtspunkt aus die hauptsächlichen Tatsachen:

α) Parthenogenese als Mittel zur normalen Verteilung der Geschlechter

Die Hymenopteren, und unter ihnen vor allem die Biene, bilden das klassische Beispiel einer Anteilnahme der Parthenogenese am Mechanismus der Produktion beider Geschlechter. Die allgemein bekannte Grundtatsache ist, daß parthenogenetisch sich entwickelnde Bieneneier normalerweise nur Männchen, die Drohnen, liefern, befruchtete Eier dagegen Weibchen, die Arbeiterinnen und Königinnen. Diese sogenannte Dzierzonsche Theorie ist heute nach unendlicher Diskussion eine feststehende Tatsache. Die biologischen Tatsachen wie die Vererbungsexperimente haben ihre Richtigkeit erwiesen und die Zellforschung hat den Mechanismus vollständig aufgedeckt, durch den das Resultat erreicht wird. Die biologische Grundtatsache ist bekanntlich die, daß unbefruchtete oder alte Königinnen, deren Samenvorrat im Receptaculum erschöpft ist, drohnenbrütig sind, also nur Männchen produzieren. Von Vererbungsexperimenten liegt nur ein

einwandfrei durchgeführtes vor, das von Newell.[1] Die Schwierigkeiten des Experiments bestehen natürlich darin, daß die Begattung der Königin auf dem Hochzeitsflug, also unkontrolliert, erfolgt. Ein Experiment ist also nur einwandfrei, wenn ausgeschlossen werden kann, daß andere Drohnen, als die beabsichtigten, zur Begattung kommen können, und läßt sich nur in völlig isolierter Umgebung durchführen. Newell konnte dies in Texas ausführen. Er kreuzte die gelben italienischen Bienen mit den grauen Kärtnern. Die Kreuzung italienische Königin × Kärtner Drohnen gab lauter gelbe F_1-Tiere. Gelb ist also dominant über grau im heterozygoten Weibchen. Die Drohnen mußten natürlich alle gelb sein, wenn parthenogenetisch erzeugt. Die reziproke Kreuzung Kärntner Königin × Italiener Drohnen ergab gelbe Arbeiterinnen und graue Drohnen, was ebenfalls der Erwartung entspricht. Die Bastardweibchen aber lieferten sowohl gelbe wie graue Drohnen. Es ist ohne weiteres klar, daß die Resultate genau das sind, was nach der Dzierzonschen Theorie zu erwarten ist.

Der Mechanismus dieser Form der Geschlechtsdifferenzierung ist nun vor allem durch die Arbeiten von Petrunkewitsch, Meves, Nachtsheim[2] ebenfalls bekannt. Die normale Chromosomenzahl der Bienenkönigin beträgt 32. Ein Geschlechtschromosom ist dabei morphologisch nicht von den übrigen unterscheidbar. In jedem Ei findet die Reifeteilung statt und die Chromosomenzahl wird auf 16 reduziert. Wird das Ei nun befruchtet, so entwickelt es sich zu einem Weibchen. Wenn wir eines der elterlichen Chromosomen als X-Chromosom betrachten, so enthält ein solches Ei zwei X-Chromosomen. Wir haben also den Fall (M) FF = ♀. Wird das Ei aber nicht befruchtet, so entwickelt es sich zu einem Männchen. Diese Entwickelung geht aber mit der reduzierten Chromosomenzahl vor sich, also nur mit einem X-Chromosom, so daß die Formel (M) F = ♂ ist. Meves hat nun entdeckt, daß bei der Spermatogenese dieser Männchen keine Reduktionsteilung erfolgt, vielmehr nur eine Scheinteilung ohne Anteilnahme der Chromosomen stattfindet. (Fig. 100.) Alle Samenzellen sind also einerlei Art, nämlich mit 16 Chromosomen

1) Newell, W., Inheritance in the Honey-Bee. Science 41. 1914.

2) Petrunkewitsch, A., Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb. 14. 1901. — Meves, F., Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene usw. Arch. mikr. An. 71. 1907. — Nachtsheim, H., Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. Arch. Zellf. 11. 1913.

und damit ist der Zyklus geschlossen. Es ist ohne weiteres klar, daß die Tatsachen völlig in den Rahmen des uns schon bekannten Mechanismus fallen und daß die Besonderheit nur die ist, daß die Biene zur Herstellung des Sexualverhältnisses nicht



Fig. 100. Die abortive Reifungsteilung des Spermatocyten bei der Drohne.
Nach Meves aus Buchner

den sonst eingeschlagenen Weg der Heterogametie benutzt, sondern genau den gleichen Effekt in bezug auf die quantitative Kombination der Geschlechtsenzyme durch Verwendung der Parthenogenese bei Homogametie beider Geschlechter erzielt.

Vom Standpunkt der Geschlechtsvererbungstheorie ist dies übrigens von weitgehender allgemeiner Bedeutung. Die Identität der Mendelistischen Interpretation und der cytologischen Tatsachen in bezug auf das Geschlechtschromosom war auf der Basis der Heterogametie-Homogametie = Heterozygotie-Homozygotie abgeleitet worden. Wollten wir nun den Fall der Biene einer mendelistischen Symbolik einordnen, so kämen wir in größte Schwierigkeiten. Beide Geschlechter sind homogametisch, produzieren also nur eine Sorte von Keimzellen: aber für das Mendelschema brauchen wir eine Heterogametie. Anderseits ist das Männchen heterozygot, da es nur einen Geschlechtsfaktor hat; aber trotzdem produziert es nur einerlei Gameten. Dies zeigt eben, daß man bei Benutzung des Mendelschen Symbolismus sich darüber klar sein muß, was er bedeutet, und daß er nur einen Inhalt bekommt, wenn man ihn einerseits in Verbindung bringt mit dem cellulären Mechanismus, anderseits mit bestimmten physiologischen Begriffen.

Wie gesagt, ist der Fall der Biene, soweit betrachtet, in bezug auf den Vererbungsmechanismus klar. Es sei aber wenigstens angedeutet, daß dahinter noch ein großes biologisches Problem steht. Der geschilderte Mechanismus stellt in seinem, von fast dem ganzen Rest des Tierreiches abweichenden Verhalten eine Besonderheit dar, die vielleicht unerläßliche Vorbedingung für die phylogenetische Entwicklung des Bienen- und Ameisenstaates ist. Der normale Mechanismus der Geschlechtsverteilung im Tierreich gibt diese vollständig dem Zufall in die Hand. Die Hereinbeziehung der Parthenogenese in den Mechanismus aber ermöglicht der Mutterbiene sozusagen die Kontrolle des Geschlechts. Daß diese tatsächlich ausgeübt wird und daß in der sogenannten Spermapumpe die anatomischen Vorausbedingungen dafür gegeben sind, ist allgemein bekannt (s. Breslau[1], Adam[2] und Fabres[3] Beobachtungen zur Biologie der Osmien). Aber erst diese Kontrolle ermöglicht es, daß sich die biologischen Verhältnisse dieser Staaten mit ihren sterilen Arbeitern, nur einmal begatteter Königin, nur temporär auftretenden Männchen usw. entwickeln konnten. Die Besonderheit des Mechanismus war aber sicher das Primäre, denn sie hat ja auch in anderen Gruppen und anderen biologischen Verhältnissen ihre Verwendung gefunden.

---

1) Breslau, E., Der Samenblasengang der Bienenkönigin. Zool. Anz. 29. 1905.

2) Adam, A., Bau und Mechanismus des Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen. Zool. Jahrb. 35, 1901.

3) Fabre, I. H., Souvenirs entomologiques. Paris 1890. 3 Sér.

Damit ist nun aber die Beziehung der Parthenogenese zur Geschlechtsbestimmung bei der Biene noch nicht völlig erledigt. Wir sagten oben, daß normalerweise der Geschlechtsvererbungsvorgang nach der Dzierzonschen Theorie verläuft. Damit sollte die Möglichkeit offen gelassen werden, daß in Ausnahmefällen etwas anderes stattfindet. Tatsächlich liegt da ein Problem vor, das wohl fälschlicherweise meist hinweggeleugnet wurde, aber doch immer und immer wieder an die Oberfläche kommt. Die Imker glauben nämlich, daß unter bestimmten Umständen auch aus befruchteten Eiern Drohnen gezogen werden können. Der Wert dieser Behauptung ist vielfach durch unverständige Angriffe auf elementare biologische Tatsachen von ihren eigenen Verfechtern diskreditiert worden. Wir dürfen uns aber dadurch nicht abschrecken lassen, die Tatsache selbst zu prüfen, oder uns verleiten lassen, ihre Möglichkeit a priori hinweg zu interpretieren; und das heutzutage um so weniger, als wir jetzt die Kenntnisse besitzen, sie zu erklären, falls sie sich bestätigen sollte.

Die Versuche sind von Dickel sen. und jun., Breslau, Heck, Petillot usw.[1] ausgeführt. Im wesentlichen laufen die Versuche stets auf folgende Anordnung hinaus: In einem Stock, in dem sich ausschließlich Arbeiterzellen mit junger Brut befinden, wird die Königin entfernt und der Stock geschlossen. Nach einiger Zeit, und zwar so kurzer Zeit, daß nur die vorhandenen Arbeiterlarven in Betracht kommen können, findet sich im Stock Drohnenbrut und Drohnen schlüpfen aus. Nach Dickel jun. hat der Imker Petillot diesen Versuch auch kombiniert mit der Benutzung verschiedener Rassen, der goldgelben amerikanischen und der schwarzen deutschen Rasse. Er tötete alle Drohnenlarven in einem schwarmreifen Stock der schwarzen Rasse und übertrug dann Arbeiterlarven der gelben Rasse in junge Drohnenzellen des schwarzen Stocks. „In drei bis vier Wochen wimmelten die schwarzen Völker von schönen goldgelben Drohnen.“ Ist dieser Versuch einwandfrei, so beweist er, daß aus befruchteten Eiern Drohnen gezogen werden können. Die Erfahrung lehrt nun allerdings, daß man Züchterangaben gegenüber skeptisch sein muß, da sie meist sich nicht völlig klar sind über die Vor-

1) Dickel, O., Zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei den Hymenopteren. Biol. Centrbl. 34. 1914. — Breslau, E., Über die Versuche zur Geschlechtsbestimmung der Honigbiene etc. Zool. Anz. 33. 1908. (Siehe auch die Kritik dieser Versuche von Nachtsheim. Biol. Centrbl. 94. 1914.) — Cuénot, L., Les mâles d'abeille proviennent-ils toujours d'oeufs parthénogénétiques? Bul. sc. France-Belgique. 43. 1909.

bedingungen eines exakten Versuchs. Es ist aber doch bemerkenswert, wie häufig die gleichen Angaben kommen. Und Breslau, der eine exakte Nachprüfung ausführte, hatte wenigstens einmal einen positiven Erfolg. Nehmen wir dazu die Berichte von so hervorragenden Beobachtern wie Pérez und Cuénot, die in Bastardstöcken von gelben und schwarzen Rassen unter den schwarzen Drohnen vereinzelte mit gelb fanden, so muß man zum mindesten die Möglichkeit der Aufzucht von Drohnen aus befruchteten Eiern im Auge behalten.

Angenommen nun, dies wäre wirklich bewiesen, was bedeutete es dann? Wir haben schon früher bei Besprechung der chemischen Seite des Geschlechtsproblems auf den formbestimmenden Einfluß der Ernährung der Bienenlarve hingewiesen, die Tatsache, daß die Arbeiterinnen nach Belieben ein befruchtetes Ei zur Arbeiterin oder Königin heranziehen können. Das Mittel dazu kann nur der Futterbrei sein, sei es durch seine allgemeine chemische Zusammensetzung, sei es durch spezielle unbekannte Sekretprodukte der Arbeiterin. Der Futterbrei ist ja tatsächlich chemisch außerordentlich verschieden, wie die nachstehende Tabelle Plantas[1] zeigt (nach Straus):

Futterzusammensetzung der

	Königin	Drohne			Arbeiterin		
	mittel	unter 4 Tage	über 4 Tage	mittel	unter 4 Tage	über 4 Tage	mittel
Eiweiß	45,14	55,91	31,67	43,79	53,38	27,87	40,62
Fett	13,55	11,90	4,74	8,32	8,38	3,69	6,03
Glukose	20,39	9,57	38,49	24,03	18,09	44,93	31,51

Wir erinnern uns nun der oben besprochenen Sexualitätsverhältnisse der Bonellia, bei der die Sekretion des Rüssels eine Larve zum Männchen bestimmt. Wir erinnern uns all unserer Erörterungen über zygotische und hormonische Intersexualität und der Umwandlung von weiblich sein sollenden Keimen in männliche. Im Hinblick auf jene Tatsachen wäre es daher gar nicht so erstaunlich, wenn den Arbeiterinnen der Bienen eine analoge Fähigkeit zukäme, nämlich durch besondere Beschaffenheit des Futterbreies entweder die Reaktionsgeschwindigkeit des männlichen Enzymes zu steigern, oder was im Hinblick auf den Fall der Crepidula plana wahrscheinlicher ist, die Differenzierungsgeschwindigkeit der Organe zu

1) Planta, Der Futterbrei der Bienen. Ztschr. phys. Chem. 12, 13. 1888/89.

verschieben oder gar direkt den Chemismus des Körpers umzuändern und somit ebenso männliche Bienen aus befruchteten, also weiblichen, Eiern zu erziehen, wie wir männliche Schwammspinner durch abnorme quantitative Kombination der Geschlechtsenzyme aus weiblich bestimmten Eiern erziehen. Erwiesen ist es allerdings nicht, aber wir haben keinen Grund, die Möglichkeit a priori anzuzweifeln.

Die Benutzung der Parthenogenese als geschlechtsbestimmendes Agens ist somit physiologisch wie genetisch völlig verständlich. Und es liegt kein Grund vor, zu bezweifeln, daß noch nicht völlig erforschte Fälle sich einmal der gleichen Erklärung werden einordnen lassen. Im einzelnen mögen dabei in verschiedenster Weise die bei Parthenogenesis zur Verfügung stehenden geschlechtsentscheidenden Mechanismen verwandt oder kombiniert werden: Parthenogenesis mit und ohne Reduktion bei männlicher oder weiblicher Heterozygotie, kombiniert mit Befruchtung durch zwei Spermienarten oder nur eine, wird in allen Fällen zur Erklärung reichen. Wenn wir z. B. von Reichenbach und Crawley[1] hören, daß gelegentlich unbefruchtete Arbeiterinnen von Ameisen weibliche Nachkommenschaft erzeugen, so nehmen wir bis zum Beweis des Gegenteils an, daß irgendwelche Umstände (s. spätere Erörterungen über Beeinflussung der Reifeteilung) hier das Ausfallen der Reduktionsteilung bewirkten. Wenn wir hören, daß bei den Kapbienen[2] Arbeiterinnen leicht zur parthenogenetischen Fortpflanzung gebracht werden können und dann meist Arbeiter und Königinnen (also ♀) erzeugen, so ist zu erwarten, daß hier die Parthenogenese ohne Chromosomenreduktion erfolgt. Oder wenn wir hören, daß Aleurodes vaporariarcum[3] an manchen Lokalitäten parthenogenetisch nur ♀, an andern nur ♂ erzeugt, daß die gleichen ♀ aber befruchtet beide Geschlechter liefern, so erwarten wir wohl mit Recht, daß hier Parthenogenesis mit und ohne Reduktion neben Befruchtung mit männlicher Digametie vorliegt. Es sei schließlich darauf hingewiesen, daß noch eine weitere Möglichkeit besteht für das ausnahmsweise Auftreten von Weibchen aus parthenogenetischen und von Männchen aus befruchteten Bienen- und Ameisen-

1) Reichenbach, H., Über Parthenogenese bei Ameisen usw. Biologisches Centrbl. 22. 1912. — Crawley, W. C., Parthenogenesis in worker ants etc. Trans. Entomol. Soc. London 1911.

2) Jack, R. W., Parthenogenesis amongst the workers of the Cape Honeybee. Mr. G. W. Onions Experiments. Trans. Entomol. Soc. London for 1916.

3) Williams, C. R., Some problems of sex-ratios and parthenogenesis. Journ. of Genetics 6. 1917.

eiern. Wir erinnern uns an Bridges Studien über das Nichtauseinanderweichen der Geschlechtschromosomen bei der Reifeteilung (S. 169). Wenn diese Abnormität auch bei den Hymenopteren vorkommt, so können reife Eier mit zwei und solche ohne X-Chromosom gebildet werden. Erstere würden parthenogenetisch Weibchen, letztere befruchtet Männchen liefern. Wenn sich diese beiden Erscheinungen in einer bestimmten Prozentzahl regelmäßig in einem Bienenstock finden würden, so hätte man Anlaß, jene Ursache zu vermuten.

β) Parthenogenese bei zyklischer Sexualität

In den hierhergehörigen Fällen ersetzt die Parthenogenese nicht den Homo-Heterogametiemechanismus wie bei der Biene, sondern wirkt mit ihm zusammen im Rahmen der zyklischen Sexualität. Das zellulär best bekannte Beispiel, die Aphiden, ist bereits früher behandelt worden und wir verweisen für die Einzelheiten auf S. 158 und Fig. 37. Wir weisen nur nochmals darauf hin, daß hier bei den parthenogenetisch entstehenden Weibchen durch Ausfall der Reifeteilung die zwei X-Chromosomen im Ei verbleiben, daß die parthenogenetische Entstehung von Männchen dadurch ermöglicht wird, daß ein X-Chromosom bei der Richtungskörperbildung ohne Reduktion in besonderer Weise entfernt wird, und daß die befruchteten Eier alle Weibchen liefern, weil die männchenbestimmenden Spermien ohne X-Chromosom zugrunde gehen. Vom Standpunkt des Geschlechtsverteilungsmechanismus ist dieser Fall also völlig klar. Es ist zu vermuten, daß bei den Daphniden die Verhältnisse ähnlich liegen, doch sind die zellulären Einzelheiten noch nicht ganz aufgeklärt. Die zyklische Fortpflanzung kann sich aber auch verbinden mit Sexualverhältnissen, die denen der Biene gleichen. Das ist bei den Rotatorien und gewissen Hymenopteren der Fall. Bei den Rotatorien ist der Mechanismus der Geschlechtsbestimmung im Prinzip wie bei der Biene und bei der Ameise beschaffen: Ein X-Chromosom bestimmt das Männchen, zwei ein Weibchen. Bei der Bildung der parthenogenetischen Sommereier wird nun nur ein Richtungskörper gebildet (v. Erlanger und Lauterborn[1]) und die Chromosomenzahl nicht reduziert (Whitney[2]): alle Nachkommen sind Weibchen.

1) v. Erlanger, R. und Lauterborn, R., Über die ersten Entwicklungsvorgänge im parthenogenetischen und befruchteten Rädertierei. Zool. Anz. 20. 1897.

2) Whitney, D. D., Observations on the Maturation Stages of Parthenogenetic and Sexual Eggs of Hydatina senta. J. Exp. Zool. 6. 1909. — The production of functional and rudimentary spermatozoa in rotifers. Biol. Bull. 33. 1917.

Bei der Bildung der Männchen und Dauereier findet aber Chromosomenreduktion statt; wenn unbefruchtet, werden sie zu Männchen, wenn befruchtet, zu Weibchen, wie bei der Biene. Daß aber alle befruchteten Eier zu Weibchen werden, kommt daher, daß die Hälfte der Spermatozoen analog dem Fall der Aphiden funktionsunfähig sind (Whitney).

In die gleiche Kategorie wie die Rotatorien gehört auch die von Doncaster[1] studierte Gallwespe Neuroterus lenticularis. Aus befruchteten Eiern gehen, wie bei der Biene, nur Weibchen hervor, da ebenso wie dort nur eine Spermatozoenart gebildet wird. Diese Weibchen pflanzen sich parthenogenetisch fort und erzeugen entweder aus nichtreduzierten Eiern (Chromosomenzahl 20) wieder Weibchen oder aus reduzierten (Chromosomenzahl 10) Männchen. Nach Armbruster[2] verhalten sich primitive Bienen der Gattung Halictus ähnlich, was im Hinblick auf die Beziehung der geschlechtsbestimmenden Parthenogenese zur Phylogenie des Bienenstaates sehr bedeutungsvoll ist (s. o.). In Bezug auf den Geschlechtsverteilungsmechanismus sind also alle diese Fälle völlig klar. Andere Probleme, die sie bieten, werden uns bald beschäftigen.

γ) Parthenogenese als rudimentäre Zweigeschlechtigkeit

Unter obiger Bezeichnung wollen wir solche Fälle betrachten, in denen die Zweigeschlechtigkeit völlig oder fast völlig unterdrückt ist und nur Weibchen vorhanden sind, die parthenogenetisch immer oder fast immer wieder Weibchen erzeugen. Die Fälle sind nicht selten bei Nematoden, Insekten, Crustaceen. Das Augenmerk richtet sich dabei vor allem wieder auf den Geschlechtsverteilungsmechanismus und wir können sagen, daß, wo er genau bekannt ist, die Tatsachen mit allem Vorhergehenden übereinstimmen: daß nämlich keine Reduktion der Chromosomen erfolgt, so daß die Weibchen aus parthenogenetischen Eiern immer wieder die gleiche Erbkonstitution haben wie ihre Mutter. Unter diesen Umständen ist es natürlich gänzlich gleichgültig für das Resultat, welches Geschlecht das heterozygote ist.

Im einzelnen verläuft nun diese Parthenogenese ohne Reduktion auf verschiedene Weise, und zwar sind hauptsächlich drei Typen bekannt: Der erste Typus ist der, der sich bei parthenogenetischen

---

1) Doncaster, L., Gametogenesis of the Gall-Fly Neuroterus lenticularis (Spathegaster baccarum). Proc. R. Soc. London. 82. 83. 1910.

2) Armbruster, L., Zur Phylogenie der Geschlechtsbestimmungsweise bei Bienen. Zool. Jahrb. 40. 1916.

Ostracodenarten, wie Cypris reptans und fuscata findet. Schon Weismann und Ischikawa stellten fest, daß die parthenogenetischen Eier nur einen Richtungskörper bilden, und Woltereck und Schleip[1] zeigten, daß keine Reduktionsteilung eintritt und die Entwicklung mit der ganzen Chromosomenzahl stattfindet.

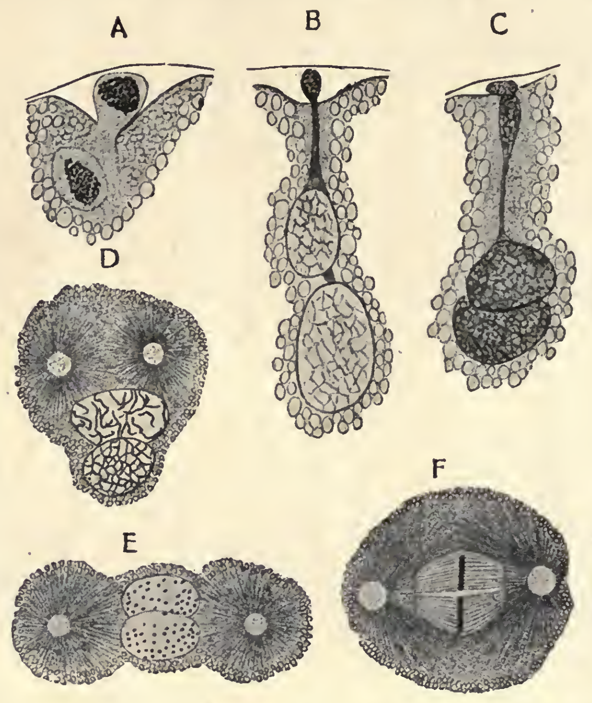


Fig. 101. 6 Stadien der Richtungskörperbildung und Konjugation des Richtungskerns mit dem Eikern bei der parthenogenetischen Artemia. Nach Brauer aus Korschelt-Heider

Der zweite Typus, der das gleiche Endresultat hervorbringt, findet sich bei einem Teil der parthenogenetischen Artemien (andere verhalten sich nach dem vorhergehenden Typus), wo ihn Brauer[2] entdeckte. Es ist die bekannte Befruchtung durch den Richtungskern.

1) Weismann, A. und Ischikawa, C., Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zool. Jahrb. (An.) 3, 1889. — Woltereck, R., Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneis. Z. wiss. Zool. 64. 1898. — Schleip, W., Vergleichende Untersuchung der Eireifung usw. Arch. Zellf. 2. 1909.

2) Brauer, A., Zur Kenntnis der Reifung des Eies der parthenogenetisch sich entwickelnden Artemia salina. Arch. mikr. An. 43. 1894. — Petrunkewitsch, A., Die Reifung der parthenogenetischen Eier von Artemia salina. Zool. Anz. 21. 1902. — Artom, C., Analisa comparativa della sostanza cromatica etc. Arch. Zellf. 7. 1911.

Nach der Reifeteilung wandert der Richtungskörperkern wieder auf den Eikern zu und verschmilzt mit ihm, so daß die alte Situation wieder hergestellt wird. (Fig. 101). Die Richtigkeit dieser Beschreibung ist oft, mit Unrecht, angezweifelt worden (Petrunkewitsch, Artom[1]); der Vorgang steht aber gar nicht isoliert da, da O. Hertwig und Buchner[2] für die künstliche Parthenogenese des Seesterneis genau das gleiche beschrieben haben.

Der dritte Typus endlich ist von Doncaster[3] für die Tenthredinide Nematus und von Schleip[4] für die Gallwespe Rhodites rosae beschrieben. Hier tritt keine synaptische Vereinigung der Chromosomen ein, so daß die Normalzahl in die Reifeteilungen eingeht. Es finden dann zwei Reifeteilungen statt, die aber beide Äquationsteilungen sind und keine Chromosomenreduktion herbeiführen. Die Entwicklung erfolgt also mit der unreduzierten Chromosomenzahl, obwohl äußerlich die Richtungskörperbildung normal erscheint.

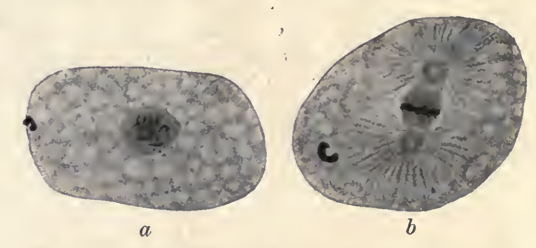


Fig. 102. Die Besamung von Rhabditis aberrans. *a* Eindringen des Spermatozoon, *b* erste Furchungsteilung mit dem abseitsliegenden Samenkern. Nach E. Krüger

Alle diese Fälle sind also in bezug auf den Geschlechtsbestimmungsmechanismus völlig klar, soweit die Produktion von parthenogenetischen Weibchen in Betracht kommt. Bei manchen dieser Formen werden aber auch gelegentlich Männchen parthenogenetisch erzeugt. So gibt es rein oder fast rein weibliche Rassen von Artemien und andere mit mehr oder weniger reichlichen Männchen. Das gleiche gilt für andere Süßwasserphyllopoden, es gilt aber auch für die Phasmiden, soweit bekannt. Über die Cytologie dieses Vorgangs sind wir bis jetzt noch nicht unterrichtet, wir können aber zuversichtlich voraussagen, daß sie keine Überraschungen bringen wird.

Auch unter den Nematoden gibt es viele parthenogenetische

1) Siehe Fußnote 2 S. 195.

2) Buchner, P., Die Reifung des Seesterneis bei experimenteller Parthenogenese. Arch. Zellf. 6. 1911.

3) Doncaster, L., On the Maturation of the Unfertilized Egg. etc. Qu. J. Micr. Sc. 49. 1906.

4) Schleip, W., Die Reifung des Eis von Rhodites rosae usw. Zool. Anz. 35.

Formen, wie schon Buetschli[1] entdeckte. Ihre Cytologie ist unbekannt. Dagegen sind wir durch Krüger[2] über eine sehr eigenartige Parthenogenese bei einer freilebenden Rhabditis unterrichtet, die uns schon in anderem Zusammenhang begegnete. Hier dringt zwar ein Spermatozoon ins Ei ein, geht dort aber zugrunde und das Ei selbst entwickelt sich parthenogenetisch ohne Reduktion zu einem Weibchen. Die Spermien selbst sind von nur einerlei Sorte, weibchenbestimmend, und nur ausnahmsweise wird durch Verlust eines Chromosoms ein männchenbestimmendes erzeugt. Es scheint, daß ein solches befruchten kann und daß in diesem Fall als seltene Ausnahme ein Männchen erzeugt wird. Fig. 102 zeigt einiges von den Chromosomenverhältnissen dieses Wurms.

δ) Akzidentelle Parthenogenese

Als akzidentelle Parthenogenese ist das Auftreten gelegentlicher Parthenogenese bei sonst normal geschlechtlichen Formen zu bezeichnen. Verbürgte Fälle dieser Art sind für den Seidenspinner Bombyx mori und den Schwammspinner Lymantria dispar bekannt. In beiden Fällen ergeben die parthenogenetischen Eier beide Geschlechter in normaler Zahl. Die cytologischen Vorgänge bei der Eireifung sind nicht bekannt, dagegen konnten wir feststellen, daß die parthenogenetisch erzeugten Raupen die normale Chromosomenzahl besaßen.[3] Ohne Kenntnis der Cytologie der Reifeteilungen, läßt sich natürlich nicht sagen, ob die Vorgänge mit den obigen Anschauungen über den Mechanismus der Geschlechtsverteilung übereinstimmen. Da in diesem Fall das weibliche Geschlecht sicher heterozygot ist, was bei all den obigen Fällen nicht zutrifft, so könnten diese Fälle zu einem richtigen Prüfstein werden.

ε) Künstliche Parthenogenese

Auch die Erfahrungen über künstliche Parthenogenese können ihr Scherflein zu diesem Kapitel beitragen. Sie sind allerdings bis jetzt noch sehr mager. Die einzigen Fälle, in denen das Geschlecht der parthenogenetisch erzeugten Individuen, ebenso wie ihre Cytologie bekannt ist, sind der des Seeigels und des Frosches. Es steht durch

1) Buetschli, O., Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Nova Acta Leop. 36. 1873.

2) Krüger, E., Die phylogenetische Entwicklung der Keimzellenbildung einer freilebenden Rhabditis. Zool. Anz. 40. 1912.

3) Goldschmidt, R., On a Case of Facultative Parthenogenesis in the Gypsy-Moth etc. Biol. Bull. 1917.

zahlreiche Untersuchungen fest, daß die parthenogenetischen Seeigellarven sich mit der reduzierten Chromosomenzahl entwickeln, ferner daß das männliche Geschlecht das digametische ist. Die wenigen Individuen, die Delage[1] aufzuziehen vermochte, waren alle männlich, was der Erwartung entspricht. Nur in einem Fall wurden künstlich parthenogenetische Tiere zur Geschlechtsreife aufgezogen,

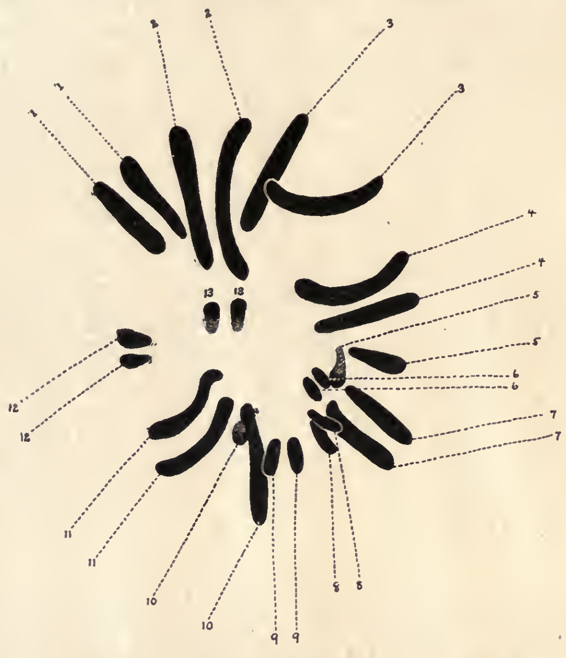


Fig. 103. Die 26 Chromosomen (13 Paare) der Spermatogonien eines künstlich-parthenogenetischen Frosches

nämlich Frösche durch J. Loeb.[2] Soweit hat er dabei nur Männchen gefunden.[3]

Wir hatten Gelegenheit, diese Frösche cytologisch zu untersuchen, und fanden, daß eine ganz normale Spermatogenese mit der nicht reduzierten Chromosomenzahl stattfindet[4] ($2n = 26$), wie auch

1) Delage, Y., Le Sexe chez les oursins etc. C. R. Ac. Sc. Paris 148. 1919.

2) Loeb, J., The Sex of Parthenogenetic Frogs. Proc. Nat. Ac. Sc. Washington 2. 1916.

3) Anm. b. d. Korr. Inzwischen scheint Loeb auch ♀ erhalten zu haben.

4) Brachet, J., Etudes sur les localisations germinales etc. Arch. Biol. 27. 1911. — Goldschmidt, R., Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. II. Arch. f. Zellf. 15. 1920.

Brachet die normale Chromosomenzahl in Gewebszellen parthenogenetischer Froschlarven fand. Fig. 103 gibt die Chromosomen einer Spermatogonie dieses Frosches wieder. Die Chromosomenzahl wird also in irgend einer Weise wieder restituiert. Die Interpretation dieses Falles ist aber dadurch sehr erschwert, daß nicht mit Sicherheit feststeht, welches Geschlecht beim Frosch heterozygot ist. Die Befunde sprechen aber dafür, daß es das weibliche ist. Es kann übrigens auch bei anderen Objekten keinem Zweifel unterliegen, daß künstliche Parthenogenese auch zu anderen zellulären Verhältnissen führen könnte als bei dem Seeigel: Buchner fand (l. c.) beim Seestern Wiederherstellung der Normalzahl durch Kopulation des Richtungskerns mit dem Eikern und Kostanecki[1] fand bei Mactra denselben Effekt erzielt durch eine rudimentäre Teilung des reduzierten Eikerns, also eine Regulation. Weitere Tatsachen bleiben somit abzuwarten.

ξ) Schlußfolgerung

Wir können wohl mit Recht behaupten, daß gerade auf dem Gebiet der Beziehung von Parthenogenese und Geschlecht die Aufklärung des zellulären Mechanismus der Geschlechterverteilung und seiner quantitativ-physiologischen Bedeutung sich als Lichtträger erwiesen haben. Ohne diese wäre es kaum möglich, die scheinbare Verschiedenheit der Erscheinungen zu verstehen. Tatsächlich sind auch hier alle älteren Geschlechtstheorien gescheitert. Es mag zum Schluß daher nicht unangebracht sein, nochmals die verschiedenen Möglichkeiten der Beziehung von Parthenogenese und Geschlecht, die der Mechanismus erlaubt, zusammenzustellen:

1. Weibliche Heterozygotie.

Ein X-Chromosom (= Faktor M) = ♀
Zwei X-Chromosomen (= Faktoren MM) = ♂

A. Parthenogenese mit reduzierter Chromosomenzahl. Alle Nachkommenschaft muß weiblich sein, da XX = MM nicht vorkommen kann.

B. Parthenogenese mit nicht reduzierter Chromosomenzahl. Alle Nachkommen weiblich, da mütterliche Verhältnisse unverändert bleiben.

a) Wenn die nicht reduzierte Chromosomenzahl durch einen Vorgang wie bei Mactra zustande kommt, also rudimen-

1) Kostanecki, K., Cytologische Untersuchungen an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Mactra. Arch. mikr. An. 64. 1914.

täre Teilung nach Konjugation, können beide Geschlechter entstehen, nämmlich MM und mm, vorausgesetzt, daß die Eier mm, also ohne X-Chromosomen entwicklungsfähig sind.

2. Männliche Heterozygotie.

Ein X-Chromosom = Faktor F = ♂
Zwei X-Chromosomen = Faktoren FF = ♀

A. Parthenogenese mit reduzierter Chromosomenzahl: Alle Nachkommen männlich. Nur das Vorkommen von „Nichtauseinanderweichen“ (beide X-Chromosomen bleiben im Ei) könnte ausnahmsweise Weibchen erzeugen.

B. Parthenogenese mit nicht reduzierter Chromosomenzahl. Alle Nachkommen sind Weibchen. Aber falls ein X-Chromosom, wie bei Aphiden, bei der Bildung eines Richtungskörpers ohne Reduktion entfernt wird, entstehen Männchen.

a) Wenn, wie oben, Verhältnisse vom Mactratyp vorkommen, ist ebenfalls die ganze Nachkommenschaft FF, also weiblich.

C. Die Kombination dieser Typen beim gleichen Objekt kann zu jedem denkbaren Resultat führen.

b) Parthenogenese als Mittel der zyklischen Sexualität

Die Erkenntnis des Mechanismus, der das Geschlechtsresultat bei parthenogenetischer Fortpflanzung regelt, bedeutet nun noch nicht volles Verständnis der Beziehungen von Parthenogenese zu Geschlecht. Wenn etwa ein Aphidenei sich bald mit, bald ohne Reduktion entwickelt und wieder andere ohne Reduktion ein X-Chromosom entfernen, so sind das Abweichungen vom Typus des Mechanismus, die eine Ursache haben müssen. Werden nun Formen, die dergleichen zeigen, näher betrachtet, so zeigt es sich, daß sie die biologische Erscheinung der zyklischen Sexualität besitzen. Die Produktion der verschiedenen Typen des Mechanismus ist nicht regellos, sondern im engsten Zusammenhang mit der gesamten Lebensgeschichte der Art, die in bestimmten Zyklen abläuft. Ein solcher Zyklus verläuft bei Aphiden, abgesehen von unendlichen Varianten im einzelnen, im Prinzip folgendermaßen. Ein befruchtetes, durch besondere biologische Charaktere ausgezeichnetes Ei überwintert und daraus schlüpft im Frühjahr ein Weibchen, das parthenogenetisch die Sommergeneration von Weibchen erzeugt, die ihrerseits wieder das gleiche tun. Schließlich treten sexupare Weibchen auf, die auch morphologisch von den anderen verschieden sind, und diese produzieren partheno-

genetisch Männchen und Weibchen, und zwar sind es meist verschiedene sexupare, also Männchengebärer und Weibchengebärer, die nur ein bestimmtes Geschlecht erzeugen; deren befruchtete Eier sind dann wieder die Wintereier. Diese Erscheinungen zeigen nun, daß ein enger Zusammenhang zwischen dem sexuellen Zyklus und den Außenbedingungen im Laufe der Generationen herrscht. Und daraus ergibt sich die Möglichkeit, die Ursachen, die den Mechanismus in Gang setzen, experimentell zu betrachten.

Da nun die verschiedenen Arten des besonderen Mechanismus in Spezifitäten der Reifeteilung des Eis bestehen, zusammen mit seiner Fähigkeit sich parthenogenetisch zu entwickeln oder nicht, so kommt das Hauptproblem schließlich auf die Aufdeckung der Faktoren hinaus, die Reifeteilung und Parthenogenese beeinflussen können. Es erscheint daher angebracht, zunächst einen Blick auf analoge Möglichkeiten bei nicht zyklischer Sexualität zu werfen.

α) Die Möglichkeit eines richtenden Einflusses auf den Reifeteilungsmechanismus bei normaler Sexualität

Bei normaler Zweigeschlechtigkeit kommen natürlich nur Einflüsse auf den Mechanismus der Reifeteilung des Eis in Betracht, die an Stelle des sonst herrschenden Zufalls eine bestimmte Richtung der Mitose setzen können. Bei weiblicher Heterozygotie könnte ein solcher Einfluß bedingen, daß nur X-Eier oder Y-Eier gebildet werden, welch ersteres nur Männchen, letzteres nur Weibchen entstehen ließe. Bei männlicher Heterozygotie könnte der Einfluß nach Art des „Nichtauseinanderweichens“ bei Drosophila wirken, also entweder stets beide X-Chromosomen in den Richtungskörper befördern, so daß nur Männchen erzeugt würden, oder beide stets im Ei behalten, was ausschließlich Weibchen bedingte. Bis vor kurzem gab es nur Tatsachen, die das Vorhandensein solcher Erscheinungen recht wahrscheinlich machen.

Da ist vor allem ein Versuch, den Pflüger zuerst ausführte, und der dann von R. Hertwig unabhängig entdeckt und von Kuschakewitsch (l. c.) nachgeprüft wurde und in allen Fällen das gleiche Resultat gab. Wenn Froscheier künstlich zur Überreife gebracht werden, indem Pärchen gewaltsam getrennt werden, so ergeben sie 100 % Männchen. Da die Versuche mehrfach unter Ausschluß aller Fehlerquellen mit dem gleichen Resultat wiederholt wurden, so kann an ihrer Richtigkeit kein Zweifel bestehen. Von verschiedenen Autoren sind verschiedene Erklärungen versucht worden; am nahe-

liegendsten ist es doch wohl anzunehmen, daß die mit der Überreife verbundenen chemischen Veränderungen im Ei einen richtenden Einfluß auf die Reifeteilungen ausgeübt haben, wie dies denn auch R. Hertwig annimmt. Da es nicht sicher feststeht, welches Geschlecht bei den Amphibien das heterogametische ist, so kann nicht entschieden werden, welche von den beiden oben genannten Möglichkeiten zutrifft, wenn auch die größere Wahrscheinlichkeit für weibliche Heterozygotie, also Beeinflussung der Richtungsspindel spricht.

In die gleiche Kategorie möchte ich die Verhältnisse stellen, die nach Whitman und Riddle[1] bei Tauben existieren. Allerdings muß bemerkt werden, daß die Tatsachen selbst weder klar noch überzeugend sind. Ein oft diskutiertes Problem ist es, daß von zwei Eiern, die Tauben gewöhnlich hintereinander legen, das erste ein Männchen, das zweite ein Weibchen gibt. Obwohl immer wieder als irrig erwiesen (Cuénot, Cole[2]) ist es nach Riddle und Whitman tatsächlich der Fall, wenn man reine Spezies benutzt, wenn auch Ausnahmen vorkommen. Riddle findet nun, daß typischerweise das erste Ei kleiner ist und weniger chemische Energie enthält, als das zweite. Es liegt also nach ihm ein sichtbarer Dimorphismus der Eier im Zusammenhang mit dem Geschlecht vor. Da bei den Tauben das Weibchen heterogametisch ist, so könnte man dies einfach so deuten, daß die chemische Verschiedenheit der Eier einen richtenden Einfluß auf die Reifeteilung ausübt, und die chemischen Untersuchungen Riddles vermöchten uns einen Einblick in die Bedingungen solchen Einflusses zu vermitteln. Riddle lehnt diesen Gesichtspunkt jedoch ab und zwar aus folgenden Gründen. Wenn die gleichen Tauben, die jene Verhältnisse der Geschlechter zeigen, mit anderen Genera gekreuzt werden, so sollen im Beginn der Zuchtsaison fast nur Männchen und am Ende fast nur Weibchen erzeugt werden; werden aber die Tiere zu übermäßiger Eiproduktion gezwungen, so soll die weibliche Nachkommenschaft noch früher beginnen. Die Tatsache der Bastardierung oder Überanstrengung soll also diesen verschiebenden Einfluß haben, was zytologisch nicht vorstellbar ist, wobei allerdings Riddle es als selbstverständlich nimmt, daß auch in diesen Fällen das erste Ei männlich, das zweite eigentlich weibchenbestimmend ist. Als weiteren Grund gegen die zytolo-

---

1) Riddle, O., Sex Control and Known Correlations in Pigeons. Amer. Nat. 50. 1916. The control of the sex-ratio. Journ. Washington Ac. Sc. VII. 1917.

2) Cuénot, L., Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bull. Sc. France Belg. 32. 1899.

gische Erklärung führt er noch an, daß aus solchen Kreuzungen aber auch intersexuelle Tiere hervorgehen. Dafür aber liegt keinerlei Beweis vor, denn die betreffenden, als intersexuelle bezeichneten Individuen sind völlig normal gebaute und fruchtbare Weibchen, die nach Riddles Angaben aber, wenn mit anderen Weibchen isoliert, sich wie Männchen benehmen. Da dies aber bei Tauben ebenso gewöhnlich ist, wie bei vielen anderen Tieren, so liegt gar kein Grund vor, diese Weibchen als etwas anderes als normale Weibchen aufzufassen.

Es ist sehr schwierig, sich aus den bisherigen Veröffentlichungen Riddles eine Vorstellung zu bilden, was wirklich vorliegt. Es wäre wohl möglich, daß wir es mit der Vermischung von zwei ganz verschiedenen Phänomenen zu tun haben, einmal dem richtenden Einfluß der Eibeschaffenheit auf die Reifeteilungen, sodann der Geschlechtsumkehr bei Kreuzungen entfernter Gattungen. Endlich könnten aber die Gattungskreuzungen eine Art induzierter Parthenogenese wie bei gewissen Amphibienbastarden darstellen. Alles in allem scheint es angebracht, mit der Beurteilung dieses Falles noch zu warten.

Nun ist aber erfreulicherweise Seiler[1] der direkte experimentelle Beweis gelungen, daß ein Einfluß auf die Richtung der Reifeteilung in bezug auf den X-Chromosomenmechanismus möglich ist. Der Beweis kann natürlich nur an Objekten mit weiblicher Heterozygotie geliefert werden. Wir erwähnten oben S. 57 die so klaren X-Chromosomenverhältnisse in den Eiern der Psychide Talaeporia tubulosa. Durch Zählung der Reifespindeln in den Eiern stellte Seiler zunächst fest, daß das Verhältnis von Eiern, in denen das X-Chromosom in den Richtungskörper geht (weibchenbestimmend) zu denen, in denen es im Ei bleibt (männchenbestimmend), genau das gleiche ist wie das natürliche Verhältnis von ♀:♂. Da nun der Augenblick, in dem die Verteilung der X-Chromosomen in der Reifeteilung erfolgt, genau bekannt ist, so wurde experimentell eine Beeinflussung der Richtung der Reifeteilung im richtigen Moment durchgeführt, und zwar war die Bewirkung erfolgreich bei Anwendung verschiedener Temperaturen, wie auch Überreife. Die folgende Tabelle gibt das klare Ergebnis, erhalten aus der direkten Feststellung des Chromosomenbefundes:

1) Seiler, J., Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Arch. f. Zellf. 15. 1920.

Herkunft des Materials	Experimentelle Bewirkung	Zahl der Fälle, in denen X-Chromosom wandert nach		♀ : ♂
		außen	innen	
Tornow	Ablage bei Zimmertemperatur ca. 18° C.	61	45	136 : 100
Liegnitz und Tornow	35—37° C. einwirkend während der Reduktionsstellung	52	84	62 : 100
Desgl.	3—5° C. einwirkend während der Reduktionsteilung	48	31	155 : 100
Desgl.	Intrauterine Überreife (bis 4 Tage)	104	145	72 : 100

Damit ist in der Tat die Möglichkeit des richtenden Einflusses auf die Reifeteilung erwiesen (s. auch später bei Zahlenverhältnis der Geschlechter).

Hier ist nun aber der Platz, noch über den sichtbaren sexuellen Dimorphismus von Eiern zu sprechen. Das einzige einwandfreie Beispiel dafür ist der kleine Wurm Dinophilus, an dem Korschelt bekanntlich entdeckte, daß jedes seiner Gelege kleine Männcheneier und große Weibcheneier enthält. Das ergibt natürlich eine verwickelte Situation für den Mechanismus der Geschlechtsverteilung. Männliche Heterozygotie kommt nicht in Betracht, da ja die Eier bereits geschlechtlich determiniert sind. Die Annahme weiblicher Heterozygotie stößt auf die Schwierigkeit, daß die Eier lange vor der Reifeteilung determiniert sind. Leider sind die Versuche, den Fall in anderem Sinn aufzuklären, bisher fehlgeschlagen. Eine der Besonderheiten des Dinophilus ist es, daß die Eier bereits vor ihrem Ovocytenwachstum besamt werden. (Shearer, Nachtsheim.)[1] Man könnte also glauben, daß heterogametes Sperma einen Einfluß auf die sichtbare Differenz der Eier ausübt. De Beauchamp[2] und Nachtsheim stellten aber fest, daß parthenogenetische Eier ebenfalls sexuell dimorph sind. Eine andere Möglichkeit wäre, daß ähnlich den Rotatorieneiern die Männcheneier sich parthenogenetisch-haploid entwickeln. Sie zeigen aber normalen Befruchtungsverlauf (Nachts-

1) Shearer, C., The problem of sex-determination in Dinophilus gyrociliatus. Qu. J. Micr. Sc. 57. 1912. — Nachtsheim, H., Das Problem der Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus. Ber. Natf. Ges. Freiburg 21. 1914. — Ders., Cytologische und experimentelle Untersuchungen usw. Arch. mikr. An. 93. 1919.

2) Beauchamp, P. de, Sur l'existence et les conditions de la parthénogénèse chez Dinophilus. C. R. Ac. 150, 1910, ferner ibid. 154. 1912.

heim). Da nun obendrein keine X-Chromosomen festzustellen sind, so sehen wir keine andere Erklärungsmöglichkeit als die: Das Weibchen ist heterozygot und besitzt, wie in so vielen anderen Fällen, eine nicht unterscheidbare XY-Gruppe. Unbekannte, im Eiplasma wirksame Faktoren, das, was wir[1] als „übergeordnete Faktoren" bezeichnet haben, bedingen es, daß in den Eiern, die größere Dottermengen speichern (Weibcheneiern) zwangsläufig auch die Reifeteilung so verläuft, daß das X-Chromosom in den Richtungskörper geht, umgekehrt in den Männcheneiern. Da wir wissen, daß es solche „übergeordnete Faktoren" gibt, die sowohl den Verlauf der Reifeteilungen beeinflussen (Reduktion-Nichtreduktion bei Daphnien) als auch im gleichen Ei protoplasmatische Verschiedenheiten bedingen (Sommerei-Winterei der Daphnien), so erscheint die gegebene Lösung zunächst als die, die sich dem Rahmen der bekannten Erscheinungen am besten einfügt.

β) Die zyklische Sexualität

Wie bereits einleitend festgestellt wurde, ist es das Problem der zyklischen Sexualität, die Ursachen aufzuklären, die in typischer Weise richtend in den Mechanismus der Geschlechtsverteilung eingreifen. Es kann dies nicht scharf genug hervorgehoben werden, gegenüber der Auffassung, daß diese zyklische Sexualität Schlüsse auf die Physiologie der Geschlechtsbestimmung erlaube. Wenn wir die Tatsachen nicht für sich betrachten, sondern sie unserer Gesamtkenntnis des Mechanismus und der Physiologie der Geschlechtsbestimmung einfügen, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß Parthenogenesis und Sexualität bei den zyklischen Formen — abgesehen von ihrer biologischen Bedeutung — nur Methoden sind, den Mechanismus der Geschlechtsverteilung zu regulieren, nicht anders etwa wie bei der Biene. Die Tatsache, daß die Einzelheiten des Mechanismus noch nicht völlig bekannt sind, ist kein Einwand, denn sie sind genügend bekannt, um sie unseren übrigen Kenntnissen einzuordenen: Wir wissen, daß bei den Rotatorien diploide, aus Befruchtung mit nur einer Spermiensorte hervorgangene Eier Weibchen geben und haploide Eier sich zu Männchen entwickeln, und für die Aphiden kennen wir die ganzen Beziehungen der Chromosomen zum Zyklus. Es erscheint uns deshalb jeder Versuch, die Sexualzyklen in Beziehung zum Geschlechtsproblem von einem

3) Correns-Goldschmidt, Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Berlin 1913.

anderen Standpunkt aus zu betrachten als von dem der Erforschung der den Reifeteilungsmechanismus, Parthenogenese und Spermatogenese regulierenden Faktoren, als auf Sand gebaut.

Die Betrachtung des Problems ging natürlich von den in der Natur vorhandenen Verhältnissen aus. Weismann war der erste, der die große Bedeutung des Gegenstandes klar erkannte und durch genaues biologisches Studium der Generationszyklen der Daphnien wie durch Versuche, sie experimentell zu beeinflussen, die Grundlagen für unsere gesamten Kenntnisse des Gegenstandes legte. Er fand zunächst, daß die Generationszyklen der einzelnen Formen ziemlich verschieden sind. Bei manchen Arten findet nur einmal im Jahre typisch die Bildung der Dauereier statt, sie sind monozyklisch; andere zeigen einige bis viele aufeinanderfolgende Perioden geschlechtlicher und parthenogenetischer Vermehrung, sie sind polyzyklisch. Wieder andere, die azyklischen Arten, scheinen die Fähigkeit, Geschlechtsformen zu bilden, ganz verloren zu haben, sie vermehren sich dauernd parthenogenetisch. Die Bildung der befruchtungsbedürftigen Wintereier und der Männchen ist ein identischer Vorgang, das Eintreten des Zustandes der Bisexualität; denn erstere sind nicht etwa Sommereier, die durch die Befruchtung zu Wintereiern werden, sondern sind auf besondere Weise gebildete Eier, die befruchtungsbedürftig sind und ohne Befruchtung zugrunde gehen. Nur jene Veränderungen, welche die definitive Ausbildung des Wintereis mit allen seinen Schutzvorrichtungen bedingen, sind von der Befruchtung abhängig.

Weismann fand nun als Regel, die die weiteren faunistischen Studien auch bestätigten, daß die monozyklischen Arten sich in großen Seen finden, mit ihren wenig bedeutenden Schwankungen der Lebensverhältnisse, deren wichtigste das Zufrieren im Winter darstellt. In kleinen Becken aber, die ebenso leicht im Sommer austrocknen wie im Winter zufrieren, leben die polyzyklischen Arten, bei denen somit nahezu immer Dauereier zur Verfügung stehen, die schlechte Perioden überleben können. Gemäß der Gesamtrichtung seiner Anschauungen zog somit Weismann den Schluß, daß der Generationszyklus durch die natürliche Zuchtwahl erblich fixiert ist. Die ganze Erscheinung ist somit nur phylogenetisch zu verstehen und muß von den Faktoren der Außenwelt, die früher die Selektion bewirkt haben, jetzt unabhängig sein. Einige Experimente, die er ausführte, ließen ihn dann auch ebensowenig wie die Beobachtungen in der Natur irgendeinen derartigen Einfluß erkennen.

Genau die gleichen rhythmischen Vorgänge unter natürlichen Bedingungen konnte übrigens auch Lauterborn[1] auch für die Rotatorien nachweisen, deren Verhalten somit die gleiche Erklärung erfordert.

Wenn wir diese biologischen Tatsachen nun kurz in unsere bisherigen Betrachtungen einordnen wollen, so besagen sie unserer Ansicht nach, daß die verschiedenen Typen von Cladoceren Erbfaktoren verschiedener Quantität besitzen, deren Wirkung es ist, in bestimmtem Rhythmus die Zustände im Ovarium der Daphniden hervorzurufen, die ein Ei durch Beeinflussung des Chromosomenmechanismus veranlassen, sich parthenogenetisch zu einem Weibchen, parthenogenetisch zu einem Männchen oder zu einem befruchtungsbedürftigen Dauerei zu entwickeln. Das den Mechanismus der Reifeteilung regulierende wäre also ein Erbfaktor, dessen Wirkung einen rhythmischen Ablauf zeigt.

Die experimentelle Untersuchung hat sich nun vor allem die Frage vorgelegt: Sind diese Rhythmen unabänderliche, ererbte Erscheinungen oder sind sie nur durch bestimmte Außenbedingungen hervorgerufen. Nach vielen mühevollen Umwegen ist man für Rotatorien und Daphnien zu folgendem Resultat gelangt, das vor allem den Arbeiten von R. Hertwigs Schule, sowie Woltereck und seinen Schülern für Daphnien, Shull und Whitney für Rotatorien zu verdanken ist.[2]

Wenn das Auftreten der Männchen und Wintereier als Bisexualität bezeichnet wird, so gibt es innerhalb einer Linie von Daphnien (Woltereck) oder Rotatorien (Shull) mit Regelmäßigkeit abwechselnde Perioden der geringen Neigung zur Bisexualität und der hochgradigen Neigung zu einer solchen. Die folgende Tabelle zeigt solche Perioden für das Rotator Hydatina senta nach Shull, wobei die Zahl der Männchenerzeuger, die bei den Rotatorien ja identisch sind mit den Erzeugern von Wintereiern, den Maßstab für die Höhe der Bisexualität bildet.

---

1) Lauterborn, L., Über die zyklische Fortpflanzung limnetischer Rotatorien. Biol. Centralbl. 18. 1898.

2) Scharfenberg, U., Studien und Experimente über die Eibildung usw. Intern. Rev. Hydrobiol. Suppl. 2, III, 1910. — Papanikolau, G., Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden. Biol. Centralbl. 30. 1910. — Woltereck, R., Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Int. Revue Hydrobiol. 4. 1911.

Datum	Zahl der ♂ erzeugenden ♀	Zahl der ♀ erzeugenden ♀	Datum	Zahl der ♂ erzeugenden ♀	Zahl der ♀ erzeugenden ♀
Jan. 16.	2	24	März 14.	0	44
19.	0	24	17.	0	38
22.	1	35	20.	0	42
25.	3	33	23.	0	23
28.	19	46	26.	8	40
30.	14	46	29.	36	48
Febr. 2.	0	56	April 1.	7	71
5.	0	40	4.	1	51
9.	2	38	7.	0	37
12.	0	43	10.	0	40
15.	0	47	13.	1	36
18.	0	48	16.	0	35
21.	0	13	19.	0	43
24.	0	35	22.	3	85
27.	17	21	26.	68	51
März 2.	12	27	29.	32	23
5.	6	29	Mai 2.	18	34
8.	2	36	5.	3	50
11.	0	42	8.	0	44

Bei den Daphnien wurden nun diese Rhythmen genau studiert und dabei stellten v. Scharfenberg, Papanikolau und Woltereck übereinstimmend fest, daß innerhalb der Nachkommenschaft eines aus dem Dauerei geschlüpften Weibchens die Neigung zur Bisexualität einmal wächst mit der Zahl der Generationen, dann aber auch mit der Zahl der Würfe innerhalb einer Generation. Die folgende Tabelle Papanikolaus illustriert dies sehr schlagend (Fig. 104). Die vertikalen Reihen beziehen sich auf die Zahl der Geburten eines Weibchens, die horizontalen geben die parthenogenetischen Generationen wieder. ◯ bedeutet parthenogenetisches Weibchen, ⊙ Männchen, ◑ ♀ mit befruchtungsbedürftigen Eiern, ⦶ solche, die nicht geprüft wurden und ● absterbende Tiere. Letzteren kommt keine Bedeutung zu, da nach Woltereck durch geeignete Kulturbedingungen das Auftreten der Degeneration nach Bisexualität vermieden werden kann. Es unterliegt somit keinem Zweifel, daß ein vererbter Rhythmus der Bisexualität besteht.

Damit ist nun ein erster Punkt geklärt, nämlich, daß das Auftreten der Bisexualität durch eine bestimmte erbliche Konstitution

bedingt ist, also ebenso wie andere Erbcharaktere auf einem Erbfaktor beruht, wie vor allem Woltereck stets hervorgehoben hat. Das nächste Problem ist es nun, festzustellen, wie diese Erbkonstitution physiologisch einwirkt, um die Bisexualität hervorzurufen, nach unserer

Geburten 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15

Generationen: Dauerei, I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X, XI, XII, XIII, XIV, XV, XVI, XVII, XVIII, XIX, XX

Fig. 104. Darstellung des sexuellen Zyklus eines Daphnie nach Papanikolau

Auffassung, um den Reifungsmechanismus zu dirigieren. Die Antwort darauf soll aus Versuchen abgeleitet werden, den Erbeffekt durch äußere Agentien zu beeinflussen. Es hat sich gezeigt, daß dies in weitgehendem Maße möglich ist, in verschiedenem Maße aber bei erblich verschiedenen Linien. Drei Faktorengruppen ließen sich isolieren, die einen solchen Einfluß üben, nämlich Temperatur, Nahrung und

chemische Beschaffenheit der Umgebung, wobei Woltereck Annahme, daß alle diese durch die Änderung der Assimilationsintensität wirken, viel Wahrscheinlichkeit hat. Im allgemeinen kann man sagen, daß hohe Temperatur, reiche Ernährung und Reinheit des Wassers die Bisexualität zugunsten der Parthenogenese herabsetzt und niedere Temperatur, Hunger, Anwesenheit von Dissimilationsprodukten im Wasser die Neigung zur Bisexualität erhöht. (Woltereck, Papanikolau, Langhans, Agar, Smith[1] für Daphnien, Maupas, Nußbaum, Shull und Whitney für Rotatorien; wir verzichten dabei auf Diskussion der relativen Bedeutung der verschiedenen Agentien.) In den extremsten Fällen gelang es so, die Bisexualität ganz zu unterdrücken und rein parthenogenetische Linien zu erhalten, oder umgekehrt Bisexualität schon in der ersten Generation zu erzwingen. Die Möglichkeit dieser Beeinflussung steht aber in engster Beziehung zum ererbten Rhyhtmus: es wechseln Perioden zwangsläufiger Parthenogenese, in denen Bisexualität nicht oder kaum induziert werden kann, mit labilen Perioden, in denen die äußeren Faktoren leicht wirksam sind, und solchen der Bisexualität, wo diese nicht oder kaum verhindert werden kann. Aber das quantitative Maß dieser wechselnden Beeinflußbarkeit ist erblich verschieden für verschiedene Rassen (Woltereck).

Was nun die Art des ererbten Rhythmus angeht, so scheinen uns die Untersuchungen von Woltereck und Shull deutlich zu zeigen, daß es sich um eine Reaktion handelt, die in bestimmter Zeit (unter identischen sonstigen Bedingungen) abläuft. Die oben gegebene Tabelle von Shull zeigt einen Monatsrhythmus für Hydatina. Und Woltereck konnte direkt zeigen, daß bei experimenteller Verschiebung des Ablaufs der Generationen, trotzdem die Bisexualität nach ihrer bestimmten Zeit eintritt: Ephippien von Hyalodaphnia, die 4 Monate länger als normal trocken gelegen hatten, ergaben Weibchen, die sofort zur bisexuellen Fortpflanzung übergingen, und er weist besonders daher auf den Zeitfaktor hin. Diese und andere analoge Beobachtungen sind natürlich sehr bedeutsam; denn sie machen das Problem der sexuellen Periodizität zu einem Teilproblem der großen Gruppe organischer Rhythmen: der Brunst-

1) Langhans, V. H., Über experimentelle Untersuchungen usw. Verh. deutsch. Zool. Ges. 1909. — Agar, W. E., Parthenogenetic and Sexual Reproduction usw. J. Genet. 3. 1914. — Smith, G., The Life-Cycle of Cladocera, Proc. R. Soc. London B. 88. 1914. — Shull, A. F., Studies in the Life Cycle of Hydatina senta. I. Exp. Zool. 8. 1910; 18, 1915. — Whitney, D. D., The influence of food in controlling sex in Hydatina senta. Ibid. 17. 1914.

rhythmen, des Rhythmus der Schlafbewegungen, des periodischen Laubabfalls, des Haarwechsels, der Mauser usw. Es erscheint uns von größter Wichtigkeit, daß dies klar erkannt wird. Wir glauben, daß die Mehrzahl der Forscher, die sich mit der zyklischen Sexualität beschäftigten, den prinzipiellen Fehler machten, zu glauben, daß sie damit die Physiologie der Geschlechtsbestimmung studierten. Dies ist aber ebensowenig der Fall, wie das Studium der periodischen Mauser bei Vögeln, die auch das Geschlechtskleid und somit Geschlechtscharaktere berührt, uns einen Einblick in das Geschlechtsbestimmungsproblem gibt. Das sollte ja auch schon allein daraus hervorgehen, daß bei den Rotatorien deutlich, bei den Daphnien weniger klar der Rhythmus nicht das eine oder andere Geschlecht bedingt, sondern entweder Weibchen oder beide Geschlechter. Der Rhythmus ist also nichts als ein Ablauf, der den Reifeteilungsmechanismus der Eier (sowie Fähigkeit zur Parthenogenese) regelt, der selbst dann automatisch das Geschlecht bestimmt. Was die Biene „freiwillig" tut, wenn sie je nach Bedürfnis parthenogenetische oder befruchtete Eier legt, tut das Rotator und die Daphnie unter der zwangläufigen Wirkung eines ererbten Rhythmus, wobei im Gegensatz zur Biene, aber identisch mit anderen Hymenopteren, noch ein zweiter Parthenogenesetypus, nämlich ohne Reduktion, hinzukommt, ein Rhythmus, der allerdings nicht innerhalb eines Individuums, sondern innerhalb einer zu einer höheren Individualität zusammengefaßten Generationenfolge abläuft. Die rhythmische Sexualität beruht somit auf einer Erbanlage, die in wellenförmiger Anordnung einen Zustand im Organismus (resp. in einem Generationenzyklus von Organismen) hervorruft, der zur Entwicklung von Eizellen führt, die mit oder ohne Parthenogenese sich entwickeln können, genau analog einer Erbanlage, die bei einer Mimose 12stündige Schlafbewegung bedingt. Die Wirkung der Erbanlage aber kann in beiden Fällen durch äußere Faktoren mehr oder weniger beeinflußt werden. Ist diese Auffassung richtig, so ist die zyklische Sexualität überhaupt kein Geschlechtsproblem, sondern ein Vererbungsproblem, im Speziellen ein Problem der Vererbung von Eigenschaften mit periodischer Reaktionsnorm. Woltereck hat als einziger es auch folgerichtig in seinen Untersuchungen so behandelt, und ist nur leider in seinen schließlichen Schlußfolgerungen doch noch in den Irrtum der Verwechslung mit dem Problem der Geschlechtsbestimmung verfallen.

Die hier vertretene Anschauung läßt nun auch die weiteren Einzel-

heiten dieses Problems, trotz ihrer außerordentlichen Bedeutung für die Frage der Physiologie der Periodizität, für die Erkenntnis der Physiologie des Geschlechts unwesentlich erscheinen. Wohl aber können sie eine außerordentliche Bedeutung bekommen für die Praxis der Geschlechtsbestimmung. Der einzige sichtbare Weg, in die Geschlechtsverteilung richtend einzugreifen — und das nennt man populär das Geschlecht bestimmen — ist, experimentell dasselbe auszuführen, was die Daphnie oder Aphide mit den verschiedenen Typen der Reifeteilung im Ei und was die Aphide oder das Rotator bei der Unterdrückung einer Spermiensorte tut. Die Vorbedingung hierzu ist aber die Erkenntnis des physiologischen Zustands, durch dessen Vermittlung der erbliche Rhythmus wirkt. Diese direkte Ursache dürfte, nach allem was wir wissen, eine chemische sein. Die bisherigen Untersuchungen haben aber darin nur Andeutungen gebracht. Einmal haben sie gezeigt, daß die Entscheidung über sie wohl schon im mütterlichen Ovarium fällt — Woltereck s Präinduktion bei Daphnien, die Männchen- und Weibchengebärer bei Rotatorien, Aphiden, Gallwespen —, und sodann führten sie zu der Feststellung von G. Smith, daß die parthenogenetischen Daphnien Glykogen speichern, die bisexuellen aber Fett als Reservestoff benutzen. Aus diesen Anfängen könnte sich einmal wichtige Erkenntnis entwickeln. Hier ist natürlich auch der Berührungspunkt mit den im vorigen Abschnitt behandelten Problemen gegeben.

D. Das Zahlenverhältnis der Geschlechter

Es gibt wohl wenige Kapitel der Biologie, in denen so viel gesündigt worden ist, wie bei den Erörterungen der Beziehungen des Zahlenverhältnisses der Geschlechter zum Problem der Geschlechtsbestimmung. Die ältere Forschung, die den Mechanismus der Geschlechtsverteilung noch nicht kannte, kann entschuldigt werden, wenn sie eine Verschiebung der relativen Zahlen mit einer Geschlechtsbestimmung verwechselte. Heute ist aber dafür keine Entschuldigung mehr vorhanden, wie von verschiedener Seite schon hervorgehoben wurde. Wenn eine experimentelle Verschiebung des Zahlenverhältnisses der Geschlechter gelingt, so kann das sehr vielerlei aus dem Mechanismus der Geschlechtsverteilung sich ergebende Ursachen haben; aber nur in den seltensten Fällen liegt eine wirkliche Geschlechtsbestimmung vor, d. h. entweder eine richtende Beeinflussung des Verteilungsmechanismus oder eine Beeinflussung der Physiologie der Geschlechtsdifferenzierung. Die Fälle dieser Art sind uns meist

schon bei unseren bisherigen Betrachtungen begegnet; sie gehören ja tatsächlich in ein ganz anderes Kapitel. Es sei nochmals kurz auf sie verwiesen, um sie aus der Betrachtung des Problems des Zahlenverhältnisses der Geschlechter ausschalten zu können.

Eine Veränderung des Zahlenverhältnisses der Geschlechter durch richtende Beeinflussung des Verteilungsmechanismus oder der Physiologie der Geschlechtsdifferenzierung liegt vor in folgenden Fällen: 1. In Experimenten mit zygotischer Intersexualität, wie beim Schwammspinner, können 100 % Männchen oder Weibchen erzeugt werden (resp. bei Rückkreuzungen und F_2 ein Verhältnis von 3 ♀ : 1 ♂, 3 ♂ : 1 ♀, 2 ♂ : 1 ♀). 2. In Experimenten von der Art derer an Bonellia kann jedes Zahlenverhältnis hervorgebracht werden, je nachdem die Larven Gelegenheit zum Festsetzen bekommen oder nicht. 3. In allen Versuchen mit parthenogenetischen Formen kann das Zahlenverhältnis beeinflußt werden durch Erzwingung eines Typs der Fortpflanzung. 4. In Versuchen mit überreifen Eiern oder chemischer resp. thermischer Behandlung unbefruchteter Eier kann die Richtung der Reifeteilung (bei weiblicher Heterozygotie) oder die Suszeptibilität für eine Art von Spermien (bei männlicher Heterozygotie) beeinflußt werden. 5. Kann eine erbliche Mutation vorliegen, die die Reifeteilung stets bei weiblicher Heterozygotie in eine Richtung zwingt, wie vielleicht bei Doncasters rein weiblicher Abraxaslinie, oder eine solche, die bei männlicher Heterozygotie eine Spermiensorte stets unterdrückt (Aphiden, vielleicht als Besonderheit bei Säugetieren). In solchen Fällen hat natürlich das definitive Zahlenverhältnis der Geschlechter mit geschlechtsbestimmenden Prozessen zu tun.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle aber werden Abweichungen vom normalen Sexualverhältnis durch andere Faktoren bedingt, die nichts mit den geschlechtsbestimmenden Ursachen zu tun haben. Allerdings liegt gerade hier im Tierreich besonders wenig experimentelles Material vor, mit dem etwas anzufangen ist. Es ist eine statistisch unzählige Male festgestellte Tatsache, daß das in der Natur vorhandene Zahlenverhältnis der Geschlechter nur selten dem erwarteten von 1 : 1 entspricht. Einige der in den bekannten Zusammenfassungen von Cuénot[1], Schleip, Hertwig, Lenhossek verzeichneten Zahlen sind:

---

1) Cuénot, L., Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bull. sc. France Belgique 32. 1899. — Lenhossek, M. von, Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1913. — Schleip, W., Geschlechtsbestimmende

	♂		♀	Ordnung
Schwein	111,8	:	100	Mammalia
Rind	107,3	:	100	„
Ratte	105,0	:	100	„
Kaninchen	104,6	:	100	„
Schaf	97,7	:	100	„
Pferd	99,7	:	100	„
Taube	115,0	:	100	Aves
Huhn	94,7	:	100	„
Cottus	188,0	:	100	Teleostii
Lophius	385,0	:	100	„
Loligo	16,6	:	100	Cephalopoda
Octopus	33,3	:	100	„
Latrodectes	819,0	:	100	Arachnoidea
Lucilia	95,83	:	100	Diptera
Macrodactylus . . .	131,0	:	100	Coleoptera

Es ist nun schon oft hervorgehoben worden, daß diese Abweichungen von der Norm sehr verschiedene Ursachen haben können. Zunächst kommen natürlich Fehler der Statistik, hervorgerufen durch verschiedene Möglichkeiten im Erfassen der Geschlechter, in Betracht; sodann verschiedene Sterblichkeit der Geschlechter in der Zeit vom befruchteten Ei bis zum ausgewachsenen Individuum und endlich das primäre Zahlenverhältnis der befruchteten Eier.

a) Differentielle Elimination eines Geschlechts

Der erste Punkt, die Fehler der Statistik, bedarf keiner Erörterung. Es ist selbstverständlich, daß irgend welche Schlüsse aus einem gefundenen Zahlenverhältnis nur gezogen werden können, wenn das Schicksal sämtlicher befruchteter Eier bekannt ist. Dann dürfte sich in den meisten Fällen ergeben, daß Abweichungen von der Norm auf differentieller Elimination eines Geschlechts nach der Befruchtung beruhen. Es ist auffallend, wie wenig exaktes Material zu diesem Punkt vorliegt, obwohl es eine Fülle von gelegentlichen Bemerkungen gibt. Die Situation sei an einem Fall aus unserer eigenen Erfahrung erläutert.

In der älteren Literatur findet sich vielfach die Angabe, daß durch verschiedenartige Fütterung das Geschlechtsverhältnis bei

Ursachen im Tierreich. Ergebn. Fortschr. Zool. 3. 1913. — Hertwig, R., Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. Biol. Centralbl. 32: 1912. — Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben, Bd. 1. Leipzig. B. G. Teubner.

Schmetterlingsraupen verschoben werden kann. Alle diese Angaben stürzten zusammen, als bekannt wurde, daß schon in den jüngsten Raupen das Geschlecht definitiv bestimmt ist. (Im Normalfall!) Es wurde dann darauf hingewiesen (Standfuß), daß eventuelle Unregelmäßigkeiten in der Geschlechterzahl aus der verschiedenen Empfindlichkeit der sich schnell entwickelnden männlichen und langsamer wachsenden weiblichen Raupen zu erklären seien. Wir konnten nun in einem konkreten Fall genau zeigen, wie diese Elimination arbeitet. Die Raupen des Schwammspinners machen in der Regel fünf Häutungen durch, bei gewissen Rassen aber verpuppen sich männliche Raupen schon nach der vierten Häutung, weibliche aber nach der fünften.[1] Letztere haben dann eine etwa 10 Tage längere Entwicklungszeit. Es gibt nun zwei bösartige Raupenkrankheiten, Polyederkrankheit und Flacherie. Die erstere tötet die Tiere auf fast allen Stadien. Ihr Verlauf ist sehr verschiedenartig, aber ihr Höhepunkt liegt meistens in jungen und mittleren Stadien. Die Flacherie aber bricht vor allem bei älteren Tieren aus und erreicht ihren Höhepunkt oft erst nach der fünften Häutung. Es ist daher kein Grund vorhanden, daß Polyederkrankheit ein Geschlecht mehr betreffen sollte als das andere. Anders mit der Flacherie. In den Fällen, in denen sie erst nach der fünften Häutung ihren Höhepunkt erreicht, muß sie die Weibchen stärker treffen als die Männchen. Denn letztere sind teils schon verpuppt, teils verharren sie nur noch kurze Zeit in dem Raupenstadium, so daß das Maximum der Infektion sie nicht mehr trifft. Es ist daher zu erwarten, daß mit steigender Sterblichkeit in späteren Raupenstadien die Prozentzahl der Weibchen abnimmt. Bei einer großen Mischepidemie dieser beiden Krankheiten in unseren Zuchten hatten wir die Sterblichkeit genau aufgenommen und konnten zeigen, daß die selektive Elimination der Weibchen genau so vor sich geht wie eben angegeben. Das normale Zahlenverhältnis hatten wir früher auf 87,7 Männchen : 100 Weibchen festgelegt.[2] Die kranken Zuchten ergaben nun an Faltern:

1. Die Sterblichkeit nach der 4. Häutung war mehr als 90% nur ♂.

1) Auch andere Kombinationen kommen bei anderen Rassen vor. S. R. Goldschmidt, Die quantitativen Grundlagen von Vererbung und Artbildung. Aufs. Vortr. Entwicklungsmech. 1920.

2) Goldschmidt, R. u. Poppelbaum, H., Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen II. Ztschr. indukt. Abst. 11. 1914. — Goldschmidt, R., Untersuchungen über Intersexualität. Ztschr. indukt. Abst. 23. 1920.

2. Die Sterblichkeit nach der 4. Häutung war mehr als 50 % = 246 ♂ : 100 ♀.
3. Die Sterblichkeit nach der 4. Häutung war mehr als 20 % = 177,8 ♂ : 100 ♀.
4. Die Sterblichkeit nach der 4. Häutung war mehr als 10 % = 142,7 ♂ : 100 ♂.
5. Die Sterblichkeit nach der 4. Häutung war weniger als 10 % = 103,1 ♂ : 100 ♀.

Wenn dagegen keine Sterblichkeit in späteren Stadien vorhanden war, aber eine außerordentliche Sterblichkeit in früheren Stadien, so war die Geschlechtszahl unbeeinflußt, nämlich: 6. Sterblichkeit 82,3 %, aber keine nach der fünften Häutung = 105,6 ♂ : 100 ♀. Dies ist zweifellos eine klare Demonstration, wie die selektive Elimination eines Geschlechts arbeitet, die gleichzeitig zur Vorsicht mahnt, aus Geschlechtszahlen voreilige Schlüsse zu ziehen.

In diesem Falle ist die Art, wie die selektive Elimination von Weibchen arbeitet, völlig klar. In den meisten anderen Fällen kann nur die Tatsache festgestellt oder erschlossen werden. So ist es eine häufige Erscheinung, daß bei Bastardierung relativ weit auseinanderstehender Formen nur Männchen oder auffallend viele Männchen gebildet werden. Vielfach kann dies auf intersexueller Umwandlung beruhen, wie bei einer Reihe von Schmetterlingskreuzungen [Lymantria (Goldschmidt) Biston (Harrison)] und vielleicht gewissen Taubenkreuzungen (Whitman-Riddle). In anderen Fällen mag es aber auch mit der allgemeinen konstitutionellen Schwäche der Bastarde zusammenhängen, von der ein Geschlecht mehr getroffen wird, wie auch sonst ein Geschlecht in den Jugendstadien empfindlicher sein kann wie das andere. Hierher gehören vielleicht Guyers[1] Fasanen und Huhn-Perlhuhn Bastarde. Die Richtigkeit seiner Angaben, nämlich eines starken Überwiegens von Männchen bei solchen Bastarden, wird aber von Poll energisch bestritten, der ganz normale Verteilung der Geschlechter fand.

Noch eine weitere Möglichkeit der selektiven Elimination eines Geschlechts ist gegeben, nämlich das Vorhandensein von erblichen „Lethalfaktoren“, die geschlechtsbegrenzt oder auch nicht geschlechtsbegrenzt vererbt werden. Ein Lethalfaktor ist ein Erbfaktor, dessen Anwesenheit manchmal nur in homozygotem Zustand, manchmal auch in heterozygotem den Organismus lebensunfähig sein läßt. Wenn auch die spe-

1) Guyer, N. C., On the Sex of Hybrid Birds. Biol. Bull. 16. 1909.

zielle Art des pathologischen Zustands, den er hervorruft, nicht immer festgestellt ist, so ist doch an der Tatsache selbst nicht zu zweifeln, die jedem Genetiker wohlbekannt ist. Wenn nun ein solcher Lethalfaktor geschlechtsbegrenzt vererbt wird, so wird sich folgende Situation ergeben, die Morgan an Drosophila feststellte. Er fand eine Rasse, die stets doppelt so viele Weibchen als Männchen produzierte. Er bastardierte nun ein solches normaläugiges Weibchen mit einem

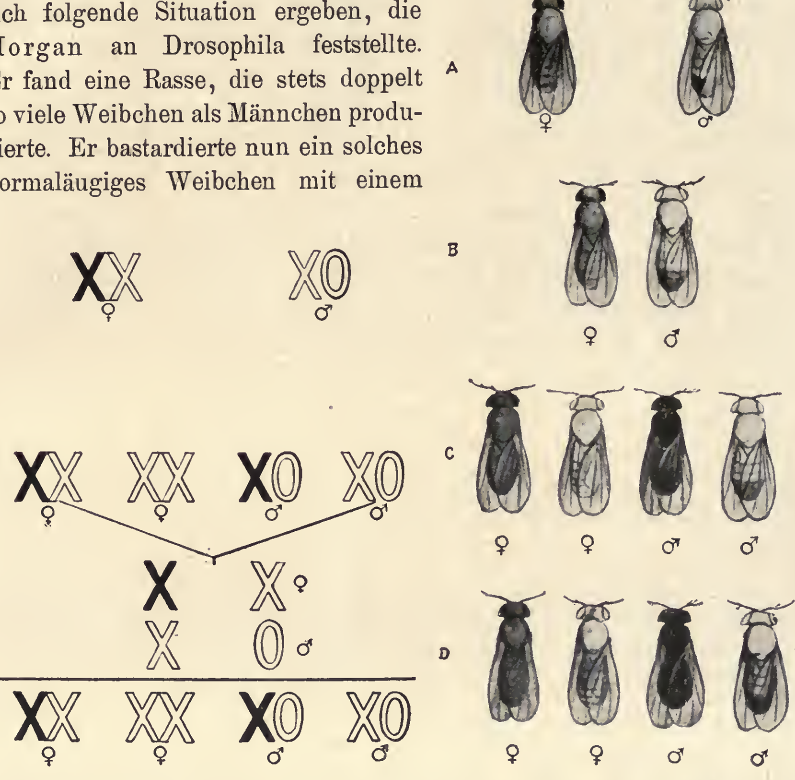


Fig. 105. Schema der Vererbung eines geschlechtsbegrenzten Lethalfaktors bei Drosophila (nach Morgan). Links die Chromosomenverhältnisse; das schwarze **X** trägt den Lethalfaktor sowie den für rote Augen.

A Rotäugiges ♀ mit dem Lethalfaktor in einem X wird gepaart mit weißäugigem ♂. *B* Die rotäugige Tochter wird wieder mit einem weißäugigen ♂ gepaart. Daraus sollten die vier Klassen Nachkommenschaft in *C* entstehen, aber die im Bild geschwärzten rotäugigen ♂ fallen aus, weil sie das X mit dem Lethalfaktor besitzen. Die in diesem heterozygote rotäugige Schwester mit dem weißäugigen ♂ gepaart gibt wieder die in *D* dargestellten vier Klassen, von denen wieder das schwarz gezeichnete rotäugige ♂ ausfällt

weißäugigen Männchen. Wir erinnern uns, daß Weißäugigkeit ein geschlechtsbegrenzter Faktor war. F_1 sollte rotäugig sein. Die F_2-Weibchen aber gekreuzt mit weißäugigen Männchen müßten zu gleichen Teilen rot- und weißäugige beider Geschlechter geben. Es fehlten aber die rotäugigen Männchen. Da das Männchen nun hetero-

zygot ist, so stammt das X-Chromosom des rotäugigen Männchens, wie umstehende Fig. 105 auch erläutert, von seiner Großmutter, mit der der Versuch begann. Enthielt dies außer dem Rotfaktor noch einen Lethalfaktor, so muß sein Träger sterben. Das Weibchen aber enthält noch ein zweites X-Chromosom und wird daher vom Lethalfaktor nicht betroffen; nur wenn beide diesen Faktor enthalten, ist es auch lebensunfähig.

b) Primäre Abweichungen von der normalen Zygotenzahl

Interessanter erscheint aber die andere Möglichkeit, zu abnormen Zahlenverhältnissen zu gelangen, nämlich durch von den Wahrscheinlichkeitserwartungen abweichende Zahlen der Befruchtungskombinationen. Für ihr Zustandekommen liegen eine Reihe von Möglichkeiten vor, deren wirkliches Vorkommen wenigstens für zwei von ihnen durch Tatsachenmaterial gestützt wird. Da ist als erste Möglichkeit die zu erwägen, daß a priori die beiden Gametenarten nicht in gleicher Zahl gebildet werden und Zufallsbefruchtung daher auch nicht zur Gleichheit der Geschlechter führt. Eine andere Möglichkeit ist die, daß zwar gleiche Gametenzahlen gebildet werden, die beiderlei Sorten des heterogametischen Geschlechts jedoch verschiedene Chancen haben, zur Befruchtung zu kommen.

α) Das primäre Zahlenverhältnis der Gameten

Die selbstverständliche Voraussetzung des Chromosomenmechanismus der Geschlechtsverteilung, wie überhaupt der ganzen Mendelschen Faktorenlehre ist, daß die verschiedenen Arten von Gameten nach Zufallsgesetzen in gleicher Zahl gebildet werden. Daß dies der Fall ist, wird dadurch bewiesen, daß bei Bastardierungsversuchen mit großen Zahlen das Zahlenverhältnis der erhaltenen Klassen dem nach Wahrscheinlichkeitsgesetzen berechneten innerhalb der Grenzen des wahrscheinlichen Fehlers gleichkommt. In vielen Fällen trifft dies auch in vollendeter Weise zu. In anderen Fällen aber sind typisch gewisse Klassen zu groß und andere zu klein.

Wenn man von den Fällen, die durch Faktorenaustausch („crossing-over") erklärt werden, absieht, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Gameten hier — wenn andere Fehlerquellen ausgeschlossen sind — in nicht genau gleicher Zahl gebildet werden. Detlefsen hat versucht, dies direkt für Nagetiere zu beweisen. Worauf allerdings eine solche Besonderheit beruht, wissen wir nicht. Es ist möglich, daß bei weiblicher Heterozygotie physiologische Zustände im

Protoplasma die Richtung der Reifeteilungen beeinflussen (s. Parthenogenese und Überreife), es ist möglich, daß bei männlicher Heterozygotie die eine Sorte von Samenzellen häufiger von den im Hoden so häufigen Zelldegenerationen betroffen werden kann (s. Spermatogenese der Aphiden). Von exakten Untersuchungen auf zoologischem Gebiet sind nur Seilers früher (S. 203) besprochene Versuche zu nennen, die durch Beobachtung und Experiment direkt beweisen, daß bei weiblicher Heterozygotie von der Norm abweichende Zahlenverhältnisse der Geschlechter sich aus der Richtung der Reifeteilung erklären.

β) Verschiedene Chancen der Gametenarten

Die Verschiebung der Geschlechtszahlen dadurch, daß die in gleicher Zahl vorhandenen Gametenarten nicht die gleiche Chance haben, zur Befruchtung zu kommen, könnte im einzelnen in verschiedener Weise arbeiten. Bei weiblicher Heterozygotie könnte die eine Sorte von Eiern aus unerklärlichen Gründen der normalen Befruchtung zugänglicher sein als die andere. Wenn Riddles Beobachtungen über die physiologische Verschiedenheit der männlichen und weiblichen Taubeneier richtig sind, so wäre die materielle Grundlage für ein derartiges differentielles Verhalten gegeben. Denn daß die normale Befruchtung an und für sich eine ganze Anzahl von physiologischen Vorbedingungen erfordert, ist aus der Lehre von der Physiologie der Befruchtung bekannt. (Loeb, Lillie usw.) Irgend ein Experiment, das das Vorhandensein einer solchen Erscheinung bewiese, ist uns nicht bekannt. Bei männlicher Heterozygotie kann ein differentielles Verhalten sowohl auf Zuständen des Eis beruhen, die das Eindringen einer Spermatozoensorte begünstigen, als auch auf differentem Verhalten der zwei Spermatozoensorten.

Was die erste Möglichkeit betrifft, nämlich differentielle Befruchtungsfähigkeit der Eier in bezug auf die beiden Spermiensorten, so liegt einiges Material vor, das so gedeutet werden kann. Die Deutung kann aber nur mit allem Vorbehalt geschehen, da sie durchaus nicht einwandfrei bewiesen ist. Statistische Studien (denen übrigens a priori mit Skepsis zu begegnen ist, wenn das Material nicht unter experimenteller Kontrolle gesammelt ist) haben öfters gezeigt, daß das Zahlenverhältnis der Geschlechter periodischen Schwankungen unterworfen sein kann. Nach den Angaben von Wilkens und Heape hat Miss King die folgende Tabelle zusammengestellt:

Tier	Zahl von ♂ : 100 ♀			
	Gesamtzahl	Warme Monate	Kalte Monate	Gesamtjahr
Pferd	16 091	96,6	97,3	97,9
Rind	4 900	114,1	103,0	107,3
Schaf.	6 751	102,1	94,0	97,4
Schwein	2 357	115,0	109,3	111,8
Wolfhund . . .	17 838	126,3	122,1	118,5

In ihren eigenen Untersuchungen, die Miß King unter den zuverlässigen Bedingungen des Experiments ausführte, zeigte sich bei

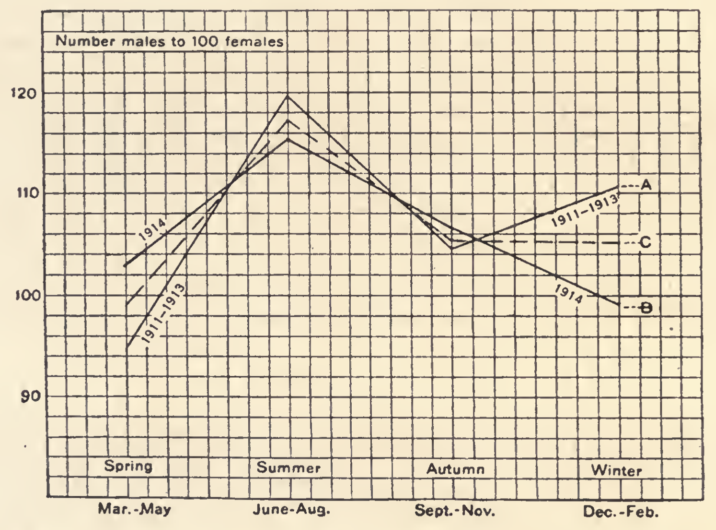


Fig. 106. Kurve der Periodizität des Geschlechtsverhältnisses von Ratten in den Jahren 1911—13 (A), 1914 (B) und das Mittel C. Die Kurve gibt die Zahl von ♂ auf 100 ♀. Nach H. D. King

der weißen Ratte ganz ähnliches. Fig. 106 gibt das Resultat graphisch wieder. A ist die Kurve für das Zahlenverhältnis (Zahl der ♂ : 100 ♀) bei Versuchen in den Jahren 1911—13, B für 1914, C das Mittel beider. Die Periodizität ist deutlich mit je einem Minimum für Männchen im März und September und dem Maximum im Hochsommer.

A priori kann natürlich diese Periodizität sowohl von dem Zustand der Eier wie von dem der Spermien bedingt sein. (Männliche Heterozygotie bei Säugern!) Die größere Wahrscheinlichkeit zu-

gunsten der Eier leiten wir aus folgenden Tatsachen ab: Es ist oft auf Grund statistischer Forschungen angegeben worden, daß das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei den Nachkommen junger Mütter ein anderes ist als bei denen alter Mütter (Bidder, Punnett, Wilckens, Copeman und Parsons).[1] Miß King findet dies in ihren Versuchen bestätigt, wie die folgende Tabelle zeigt:

Reihenfolge der Würfe	Anzahl Würfe	Individuen	♂	♀	♂ : 100 ♀
1	21	131	72	59	122,0
2	21	162	85	77	110,4
3	18	127	64	63	101,6
4	15	96	41	55	103,1

Die ersten Würfe eines Weibchens enthalten also hier mehr Männchen wie die späteren. Dies spricht natürlich dafür, daß der physiologische Zustand der Eier verantwortlich ist.

Sollte sich die Deutung dieser Ergebnisse als richtig erweisen, so würde es keine Schwierigkeiten bereiten, sie den übrigen biologischen Kenntnissen einzureihen. Wir wissen von den Daphnien und Rotatorien, daß ein ererbter Zyklus bestimmte Zustände im Ei hervorbringt, die einen Reifungs- und Befruchtungsmechanismus regulieren. Wir wissen, daß es bei den Säugetieren andere erbliche Rhythmen gibt, die mit den Sexualorganen zusammenhängen, wie Ovulation, Brunst, zyklische Veränderungen im Hoden. Wir wissen ferner, daß bei Daphnien die Anzahl der Würfe ebenso wie die Zahl der Generationen eine Rolle im Zyklus spielt. Die angenommenen zyklischen Zustände der Eier wären also das gleiche physiologische Problem wie jene anderen Rhythmen und damit, soweit das Sexualproblem in Betracht kommt, erklärt.

Was nun die zweite Möglichkeit betrifft, nämlich differentes Verhalten der beiden Spermatozoensorten im Wettlauf um die Befruchtung, so ist auf sie als eine Möglichkeit, abweichende Zahlenverhältnisse der Geschlechter zu erklären, schon von vielen Seiten hingewiesen worden. Es liegt auch allerlei Tatsachenmaterial vor,

---

1) Wilckens, M., Untersuchung über das Geschlechtsverhältnis und die Ursachen der Geschlechtsbildung bei Haustieren. Landwirtsch. Jahrb. 15. 1886. — Heape, W., Notes on the Proportion of Sexes in Dogs. Proc. Cambridge Phil. Soc. 14. 1908. — Bidder, F., Über den Einfluß des Alters der Mutter auf das Geschlecht des Kindes. Geburtsh. Gegn. 11. 1878. — Punnett, C., On Mutation and Sex Determination in Man. Proc. Cambridge Phil. Soc. 12. 1903. — Copeman, S. M. and Parsons, F. A., Observations On Sex in Micc. Proc. R. Soc., London, 73. 1914. — King, H. D. and Stotzenburg, J. H., On the normal sex-ratio etc. Anat. Rec. 9. 1915.

das die Annahme berechtigt erscheinen läßt, wenn auch noch kein unzweideutiger Beweis.[1] Da ist vor allem die von Wilson entdeckte und von Zeleny[2] durch zahlreiche Messungen erwiesene Größendifferenz der beiden Spermatozoensorten in den Fällen, in denen männliche Heterogametie erwiesen ist, zu nennen. Fig. 107 zeigt eine zweigipflige Kurve, die Zeleny bei solchen Messungen erhielt, und die beiden Teilkurven sind etwa gleich groß, was der Erwartung entspricht. Es ist sehr wohl denkbar, daß beide Sorten verschiedene Fortbewegungsgeschwindigkeit und damit Befruchtungschancen haben.

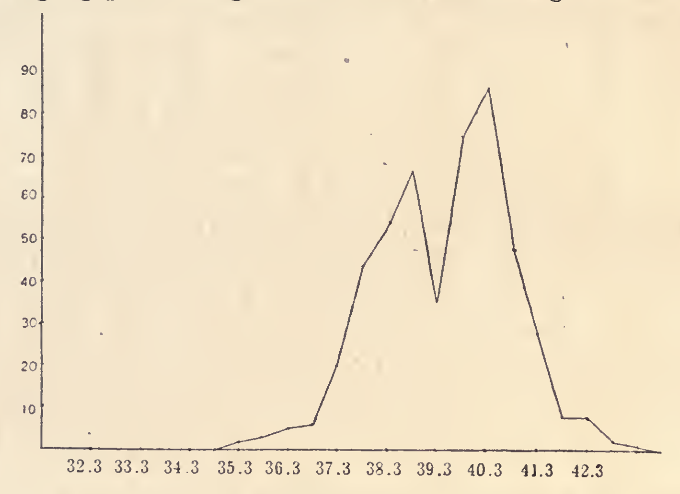


Fig. 107. Frequenzkurve der Kopflänge von 493 Spermatozoen der Hemiptere Lygaeus Kalmii. Nach Zeleny

Gewisse Experimente sprechen nun dafür, daß es möglich ist die beiden Spermiensorten so zu beeinflussen, daß eine verschiedene Befruchtungsfähigkeit sichtbar wird. Es sind die Versuche von Stockard[3] und Papanikolau über den Einfluß des elterlichen Alkoholismus auf die Nachkommenschaft. Sie zeigten, daß unter den Nachkommen alkoholisierter Väter (bei Meerschweinchen) größerer Schaden angerichtet wird als unter den Nachkommen alkoholisierter

1) Obwohl wir uns hier auf das Tierreich beschränken, muß wenigstens bemerkt werden, daß im Pflanzenreich der Beweis von Correns und Renner erbracht werden konnte. Allerdings ist ja der Pollenschlauch nicht direkt dem Spermatozoon zu vergleichen, sondern dem ganzen männlichen Tier.

2) Zeleny, C. and Faust, E. C., Size Dimorphism in the Spermatozoa from single Testes. Journ. Exp. Zool. 18. 1915.

3) Stockard, Ch. R. and Papanicolau, G., A further Analysis of the Hereditary Transmission of Degeneracy etc. Amer. Natur. 50. 1916.

Mütter. Das Sperma erleidet also größere Schädigung. Unter den Nachkommen alkoholisierter Väter zeigten aber wieder die Töchter größere Sterblichkeit als die Söhne. Dasselbe gilt für die Nachkommen alkoholisierter väterlicher Großväter, die sogar noch größere Schädigungen zeigen, als die von alkoholisierten Vätern. Diese Versuche zeigen, daß bestimmte Schädigungen eine Sorte von Spermatozoen, in diesem Falle die weibchenerzeugenden, mehr treffen können als die andere. Und wenn dies möglich ist, so kann man auch den Schluß ziehen, daß es möglich ist, durch bestimmte physiologische und pathologische Agentien eine Sorte von Spermatozoen in ihrer Befruchtungstüchtigkeit zu beeinflussen. Es setzt dies natürlich voraus, daß überhaupt eine Art von Kampf oder Wettlauf um die Befruchtung zwischen Spermatozoen stattfindet. Daß dem so ist, haben Cole und Davis[1] sehr hübsch demonstriert. Sie belegten ein und dasselbe Kaninchen gleichzeitig mit zwei Männchen verschiedener Erbbeschaffenheit, so daß man bei den Jungen ihren Vater an der Farbe erkennen konnte. Das eine Männchen zeigte sich dabei potenter, indem mehr Jungen im Wurf von ihm stammten. Wurden nun die Spermien des gleichen Männchens durch Alkoholisierung geschädigt, so erzeugte es im entsprechenden Versuch gar keine Jungen, wohl aber wenn es allein befruchtete. Die alkoholisierten Spermien waren also im Wettlauf mit normalen unterlegen.

Vielleicht ist dies auch die Stelle, an die die Beziehungen zwischen Ovulationszeit und Zahlenverhältnis gehören. Thury hat zuerst darauf hingewiesen, daß Kühe, die im Beginn der Brunst begattet werden, relativ viel weibliche Nachkommenschaft erzeugen, umgekehrt spät belegte Kühe einen Überschuß männlicher Kälber hervorbringen. Seine daraus abgeleiteten weitgehenden Folgerungen sind viel diskutiert und bekämpft worden. Die Tatsache selbst ist aber neuerdings von Pearl und Parshley[2] wieder unter allen statistischen Kautelen bestätigt worden. Sie finden bei früher Begattung 98,4 ♂ : 100 ♀, bei mittlerer 115,5 ♂ : 100 ♀ und bei später 154,8 ♂ : 100 ♀. Da hier das weibliche Geschlecht homozygot ist, ist die Annahme eines richtenden Einflusses auf den Reifemechanismus belanglos; die Annahme einer selektiven Reaktionsfähigkeit

---

1) Cole, L. I. and Davis, C. L., The Effect of Alcohol on the Male Germ-Cells studied by Means of Double-Matings. Science, N. S. 39. 1914.

2) Thury, T., Über das Gesetz der Erzeugung der Geschlechter. Leipzig 1863. — Pearl, R. and Parshley, H. M., Sex-Determination in Cattle. Biol. Bull. 24. 1913.

frischer und alter Eier für zwei Spermiensorten kann nicht a priori verworfen werden, angesichts des verschiedenartigen Verhaltens der Eier bei Bastardierungsversuchen gegenüber differentem Sperma und ihrer Beeinflußbarkeit durch das Medium. (Beispiele: Gelingen von Kreuzungen in einer Richtung, Mißlingen der reziproken Kreuzung. Erleichterung heterogamer Kreuzungen durch Alkalinität des Mediums.) Da hier nachgewiesen ist, daß es sich um physikalisch-chemische Verhältnisse der Oberfläche handelt (Herbst, Loeb), ist es sehr wohl denkbar, daß solche sich während des Aufenthaltes der Eier in den Eileitern allmählich verändern und daß die beiden Spermiensorten auf diese Veränderung verschieden reagieren. Endlich könnte aber auch die Distanz des Eis von der Tube und damit eine differente motile Geschwindigkeit der beiden Spermienarten etwas damit zu tun haben. Mangels experimenteller Kenntnis ist die Lösung vor der Hand noch nicht möglich. Dies ganze Kapitel des Zahlenverhältnisses der Geschlechter ist ja auch sonst nicht sehr befriedigend.

c) Zusammenfassung

Bei der Wichtigkeit, die klaren Vorstellungen über das Zahlenverhältnis der Geschlechter in seiner Bedeutung für das Geschlechtsproblem zukommt, erscheint es angebracht, die Möglichkeiten, für deren Annahme bis jetzt berechtigte Gründe vorliegen, nochmals zusammenzustellen, um so mehr, als aus einer solchen Zusammenstellung ohne weiteres auch die Möglichkeiten einer Praxis der Geschlechtsbestimmung abzulesen sind. Die Abweichung des Sexualverhältnisses von der Norm 1 : 1 kann bedingt werden:

1. Durch Beeinflussung der Physiologie der Geschlechtsdifferenzierung im Falle des Geschlechtsumtauschs als extremster Form von
   a) Zygotischer Intersexualität;
   b) Hormonischer Intersexualität;
   c) Transitorischer Intersexualität;
   d) Intersexualität durch Aktivierung.
2. Durch richtende Beeinflussung des Mechanismus der Geschlechtsverteilung.
   a) Mit Hilfe der Parthenogenese.
   b) Im Überreife- und Temperaturexperiment.
   c) Bei Vorhandensein einer erblichen Konstitution, die die Reifeteilung im Ei nur in einer Richtung verlaufen läßt oder die eine Sorte von Spermien zugrunde gehen läßt.

3. Durch Besonderheiten innerhalb des normalen Mechanismus der Geschlechtsverteilung.
   a) Durch selektive Elimination eines Geschlechts.
      α) Bei differenter Entwicklungsbiologie beider Geschlechter.
      β) Bei verschiedener Wiederstandsfähigkeit der Entwicklungsstadien beider Geschlechter gegen konstitutionelle oder äußere Schädigungen.
      γ) Bei Vorhandensein eines geschlechtsbegrenzten Lethalfaktors.
   b) Durch Hervorbringen von Zygotenzahlen, die von der Norm abweichen.
      α) Im Gefolge primärer Zahlendifferenzen der gebildeten Gametenarten im heterozygoten Geschlecht (gehört teilweise zu 2).
      β) Im Gefolge verschiedener Befruchtungschancen der Gameten verursacht durch
         αα) verschiedene Attraktivität zweier Eisorten für die Spermien;
         ββ) verschiedene Suszeptibiltät der Eier für die zwei Spermiensorten;
         γγ) verschiedene Aktivität der beiden Spermiensorten.
         δδ) verschiedene Empfindlichkeit der beiden Gametensorten des heterozygoten Geschlechts gegenüber den Schädigungen der physiologischen Umgebung im weitesten Sinn.

E. Die Geschlechtsbestimmung beim Menschen

Es besteht kein sachlicher Grund, die Geschlechtsbestimmung beim Menschen getrennt von der im übrigen Tierreich zu behandeln. Es ist nur aus sentimentalen Erwägungen heraus gerechtfertigt, sowie auf Grund der Tatsache, daß die Verhältnisse beim Menschen nicht oder kaum experimentell studiert werden können und deshalb ihre Erklärung durch Vergleich mit den anderen Säugetieren finden müssen. Dazu kommt, daß das, vielfach unwissenschaftliche, Interesse, das die Frage in Beziehung auf den Menschen stets gefunden hat, zu den absurdesten Ideen und Theorien geführt hat, die heute noch alljährlich produziert werden, weshalb die spezielle Einordnung der Verhältnisse beim Menschen in das übrige Tatsachenmaterial nützlich erscheint. Wir wollen es in der gleichen Reihenfolge tun, in der jenes Material präsentiert wurde.

a) Der Mechanismus der Geschlechtsverteilung

α) Der Chromosomenmechanismus

Die Aufklärung des Chromosomenmechanismus der Geschlechtsverteilung beim Menschen hat sich als ziemlich schwierig erwiesen, da das Material, wie auch bei einigen anderen Tiergruppen, z. B. den Vögeln, nicht günstig zu sein scheint. Die älteren Angaben, die die Möglichkeit von Geschlechtschromosomen nicht berücksichtigten, lauteten auf eine diploide Zahl von 24 Chromosomen beim Menschen, (Hansemann, Flemming, denen sich auch Duesberg anschließt). Guyer[1], der dann die Spermatogenese mit Rücksicht auf Geschlechtschromosomen untersuchte, fand nur 22 Chromosomen und glaubt, daß die Reifeteilungen zwei Sorten von Spermatiden erzeugen, solche mit 10 und solche mit 12 Chromosomen. Dem wurde dann von Gutherz widersprochen, wie auch von allen weiteren Beobachtern. Montgomery fand wieder 24 als Normalzahl., von denen zwei ein XY-Paar sind. Bei den Reifeteilungen werden diese nun in manchen Fällen so verteilt, wie es das Digametieschema erfordert, und die Hälfte der Spermien enthalten 11 + X, die andere Hälfte 11 + Y. In sehr vielen Fällen ist aber die Verteilung eine andere, so daß schließlich nicht weniger als 4 — 6 Arten von Spermatozoen gebildet werden. Von dieser Darstellung weicht nun wieder vollständig die von Winiwarter ab. Er findet als Normalzahl der Spermatogonien 47 und in den Reifeteilungen werden zwei Sorten von Spermien gebildet, solche mit 23 und solche mit 24 Chromosomen. Da er ferner im Ovarium eines Foetus 48 Chromosomen findet, so hätten wir typische männliche Heterogametie mit 47 Chromosomen als männlicher, 48 als weiblicher Zahl.

Diese außerordentliche Differenz in den Befunden von Guyer und Montgomery einerseits, Winiwarter andererseits hat man so zu erklären gesucht, daß erstere Negermaterial untersuchten, letzterer Europäer, und darauf hingewiesen, daß im Tier- wie im Pflanzenreich Fälle bekannt sind, in denen nahe verwandte Rassen sich durch Chromosomenzahlen im Verhältnis n : 2 n unterscheiden (z. B. Ascaris, Arte-

1) Guyer, M. F., Accessory Chromosomes in Man. Biol. Bull. 19. 1910 and Science 39. 1914. — Gutherz, L., Eine Hypothese zur Beurteilung des Problems usw. Sitzungs-Ges. naturf. Freunde Berlin 1912. — Montgomery, Th., Human Spermatogenesis, Spermatocytes and Spermiogenesis. Journ. A. Nat. Sc. Philadelphia. 15. 1912. — von Winiwarter, H., Etudes sur la spermatogénèse humaine. Arch. Biol. 27. 1912. — Duesberg, J., Sur le nombre des Chromosomes chez l'homme. Anat. Anz. 28. 1908.

mia). Man vergaß dabei allerdings, daß auch Hansemann, Flemming und Duesberg beim Europäer 24 als Normalzahl gefunden hatten. Die letzte Untersuchung von Wieman[1] ist nun sowohl an Material von Negern wie von Weißen ausgeführt, und er findet als Normalzahl stets 24. Unter diesen ist ein XY-Paar, das sich, wie auch sonst, durch besonderes Verhalten während der Spermatogenese auszeichnet. In der zweiten Spermatozytenteilung soll es dann getrennt werden, und das Resultat wären weibchenbestimmende Spermien mit 11+X und männchenbestimmende mit 11+Y Chromosomen. Es stimmen also somit viele Autoren darin überein, daß zwei Sorten von Spermien gebildet werden. Die Einzelheiten können jedoch nicht als völlig geklärt betrachtet werden.

β) Geschlechtsbegrenzte Vererbung

Wir haben früher gesehen, wie die Verbindung zwischen Chromosomenforschung und Mendelscher Faktorenlehre in bezug auf das Geschlecht durch die Tatsachen der geschlechtsbegrenzten Vererbung hergestellt wurden. Auch beim Menschen sind eine ganze Reihe von geschlechtsbegrenzt vererbten Charakteren bekannt, deren Analyse vollständig mit der Annahme der männlichen Heterogametie übereinstimmt. Die bekanntesten Fälle sind die der Haemophilie (Bluterkrankheit) und der Farbenblindheit. Es gehören dahin ferner die Nachtblindheit (Hemeralopie), erbliche Muskelatrophie, eine Form von Hypospadie und sogar gewisse psychische Anlagen, wie die Wanderlust (nach Davenport).[2] Die genetische Erforschung dieser Verhältnisse ist natürlich beim Menschen viel schwieriger, da sie ausschließlich auf statistischem Material beruht, in dem vor allem die Kombination Bruder und Schwester völlig fehlt. Eine Schwierigkeit ist ferner dadurch gegeben, daß vielfach Krankheiten und Abnormitäten, die identisch erscheinen, verschiedenartig vererbt werden. So gibt es eine geschlechtsbegrenzte Hypospadie und eine direkt dominant vererbte; geschlechtsbegrenzte Farbenblindheit und vielleicht mehrere andere Typen. Allerdings ist das nicht ohne Analogie im Tierreich: so gibt es bei Insekten dominant vererbten Melanismus und geschlechtsbegrenzt vererbten. Aber bei dem Stammbaummaterial vom Menschen bedeutet es eine größere Schwierigkeit. Immerhin gibt es genügend Fälle, die völlig klar sind.

---

1) Wieman, H. L., The Chromosomes of Human Spermatocytes. Amer. Journ. Anat. 21. 1917.

2) Davenport, C. B., The feebly inhibited. Carn. Inst. Publ. 236. 1915.

Als Beispiel diene die Bluterkrankheit, also die erbliche Abnormität des unstillbaren Blutens von Wunden. Die Krankheit tritt nur im männlichen Geschlecht auf und überspringt in der Vererbung eine Generation. Heiratet ein kranker Mann eine gesunde Frau, so sind alle Kinder gesund. Auch die Nachkommen der Söhne bleiben gesund. Dagegen sind die Hälfte der Söhne der scheinbar gesunden Töchter wieder krank. Die nur bei den Männern manifeste Krankheit wird also nur durch scheinbar gesunde Frauen übertragen. In Fig. 108 ist der berühmte Stammbaum der Bluterfamilie Mampel wiedergegeben, die kranken Individuen schwarz, und ein Blick darauf zeigt, wie die Vererbung hier arbeitet.

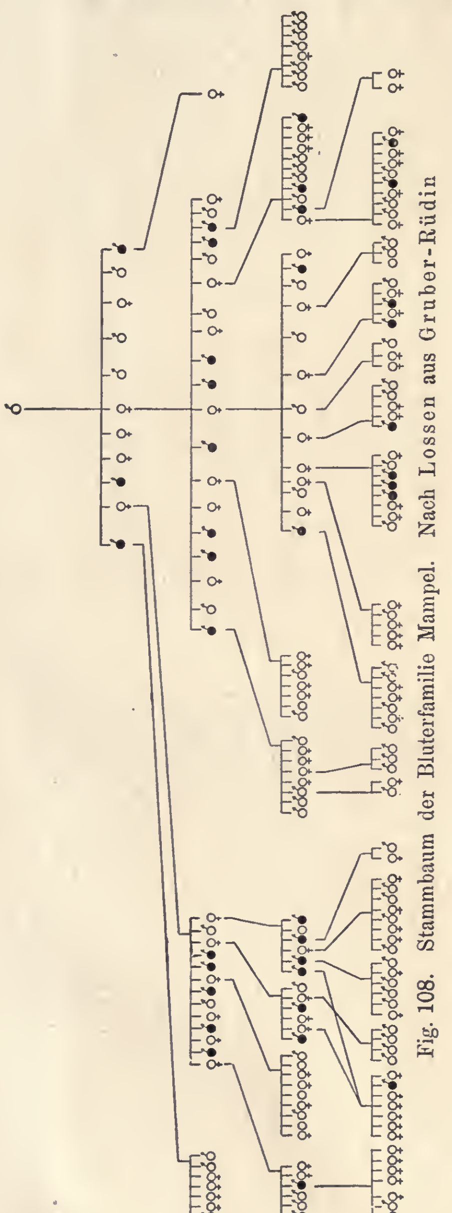


Fig. 108. Stammbaum der Bluterfamilie Mampel. Nach Lossen aus Gruber-Rüdin.

Wir haben früher ausführlich erörtert, wie die geschlechtsbegrenzte Vererbung völlig erklärt wird durch die Annahme, daß der Faktor für die betreffenden Charaktere im X-Chromosom enthalten ist. Wie zu erwarten, trifft dies auch für den Menschen zu, wie nochmals an Wilsons Schema Fig. 109 erläutert sei. Es ist dabei angenommen, daß das heterogametische männliche Geschlecht nur ein X-Chromosom besitzt, das homogametische weibliche deren zwei. Falls es richtig ist, daß ersteres X und Y enthält, so muß an Stelle des Strichs, der „kein“ X bedeutet ein Y gesetzt werden. Wir können nun das den Krankheitsfaktor tragende X-Chromosom in Kürze das kranke X-Chromosom nennen und zeichnen es im Schema schwarz eingerahmt.

Der Krankheitsfaktor ist aber rezessiv. Heiratet nun eine gesunde Frau einen kranken Mann, so liegen die Geschlechtschromosomenverhältnisse vor, wie es die erste Reihe des Schemas angibt. Da das X-Chromosom des Mannes keinen Partner hat, so muß natürlich ein Mann mit einem kranken X-Chromosom auch immer manifest krank sein. Die zweite Reihe zeigt nun die Gameten, die diese Eltern bilden, und die dritte die beiden Kombinationsmöglichkeiten bei den Kindern. Man

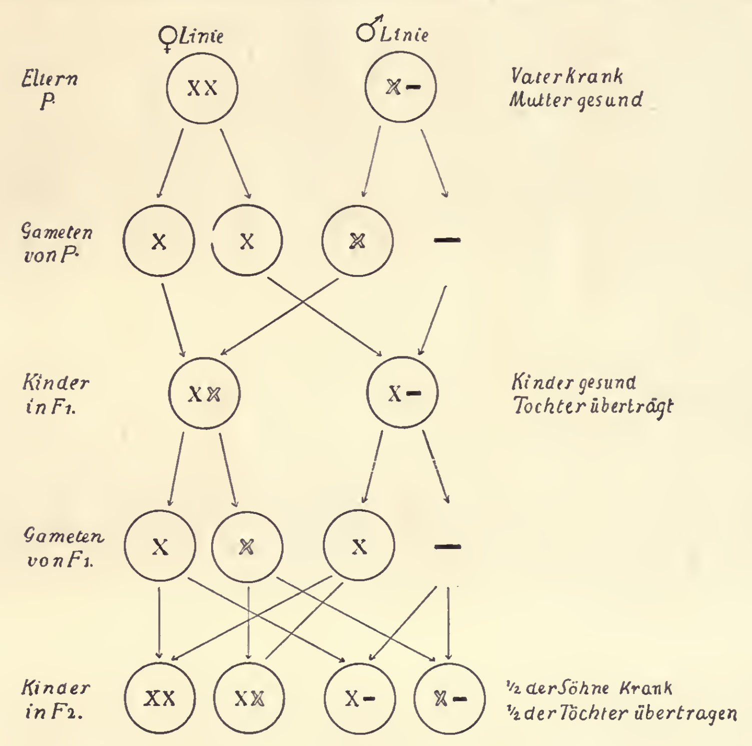


Fig. 109. Schema des Verhaltens der Geschlechtschromosomen bei der Vererbung von Farbenblindheit und Bluterkrankheit. Nach Wilson

sieht sofort, daß alle Söhne gesund sein müssen und auch die Krankheit nicht übertragen können, da sie ja kein krankes X-Chromosom besitzen. Auch die Töchter sind gesund, da Gesundheit über Krankheit dominiert. Aber sie besitzen ein krankes X-Chromosom, durch das sie zu Trägern der Krankheit werden. Heiratet eine solche heterozygot-gesunde Frau einen gesunden Mann, so können sich nun die 4 Gametensorten vereinigen, die in der vierten Reihe dargestellt sind, und das ergibt die 4 Kombinationen der fünften Reihe. Ein Blick

zeigt, daß alle Töchter gesund sind, daß aber die Hälfte von ihnen wieder in gleicher Weise die Krankheit weitervererben können. Von den Söhnen ist aber die Hälfte gesund, die Hälfte krank. So klärt sich auch dieser merkwürdige Vererbungstypus in einfacher Weise auf. Wir können somit behaupten, daß auch beim Menschen der Vererbungsmechanismus des Geschlechts aufgeklärt ist. Er gehört dem gleichen Typus an, wie bei der so oft genannten Fliege Drosophila.

γ) Eineiige Zwillinge

Auch für den Menschen ist die Erscheinung der Polyembryonie bekannt in Gestalt der sogenannten eineiigen Zwillinge. Obwohl begreiflicherweise nichts Genaues über ihre Entstehung bekannt ist, so deutet der Vergleich mit Säugetieren darauf hin, daß irgendeine Spaltung des Keims auf früheren Embryonalstadien dafür verantwortlich ist. Auch die Identität gewisser somatischer Charaktere der Zwillinge (Fingerabdrücke)[1] kann als Beleg herbeigezogen werden. Alle diese eineiigen Zwillinge sind des gleichen Geschlechts. Die statistische Betrachtung der Zwillingsgeburten zeigt, daß etwa ein viertel aller Zwillinge eineiig sind. Nach Nichols Statistiken kommen folgende Kombinationen von Zwillingen vor:

♂♂	♀♂	♀♀
234497	264098	219312

also ein Verhältnis der drei Typen von etwa 1 : 1 : 1. Nach Wahrscheinlichkeitsgesetzen müßten es 1 : 2 : 1 sein, wenn alle Zwillinge zweieiig wären, der Überschuß von ♂♂- und ♀♀-Paaren ist also wohl eineiig.[1]

b) Das Wesen der Geschlechtsvererbung

Wir hatten unsere Kenntnis über das Wesen oder die Physiologie der Geschlechtsbestimmung vor allem aus den Tatsachen über die verschiedenen Typen von Intersexualität und verwandten Erscheinungen abgeleitet. Auch zu diesen Tatsachen liefern die Verhältnisse beim Menschen einen kleinen Beitrag, der auf das beste mit den experimentell an anderen Objekten gewonnenen Erfahrungen übereinstimmt.

α) Innere Sekretion und Geschlechtscharaktere

Bei Betrachtung der hormonischen Intersexualität waren wir von den Beziehungen der innersekretorischen Drüse der Gonaden zu den

1) Zusammenstellung des Materials bei Newman, H. H. The biology of twins. Chicago 1917.

Geschlechtsmerkmalen ausgegangen. Dieses Kapitel ist beim Menschen recht gut erforscht, da ihm einigermaßen praktische Bedeutung zukommt, und da in den aus religiösen, medizinischen oder anderen Gründen ausgeführten Kastrationen ein experimentelles Material vorliegt. Am gründlichsten ist das Problem von Tandler und Grosz[1] bearbeitet worden, deren Ausführungen wir folgen wollen, wenn auch die Schlußfolgerungen nicht ganz identisch sein werden. Sie untersuchten die russische Kastratensekte der Skopzen, die aus religiösen Gründen in der Jugend kastriert werden. Ihre Beschreibung lautet:

„Die Hautfarbe des Gesichts zeigt einen charakteristischen gelblichen Ton, die Haut ist blaß, pigmentarm. Die Falten treten schon in relativ frühem Lebensalter auf und entsprechen in ihrer vollen Ausprägung nicht nur solchen, die im Gesicht alter Leute, entsprechend den mimischen Bewegungen, zur Entwicklung kommen, sondern sie sind auch an anderen Portionen der Gesichtshaut stark ausgeprägt. Die Haut des Stammes ist blaß, wachsartig, pigmentarm, auch bei dunkelhaarigen Personen. Das Haupthaar ist gewöhnlich dicht, die Augenbrauen gut ausgebildet.

Das Gesicht ist in der Regel bartlos, an der Wange und an der Oberlippe ist eine geringgradige Entwicklung von Lanugohaaren bemerkbar. An den seitlichen Teilen der Oberlippe und am Kinn beobachtet man manchmal längere Haare.

Auffällig ist, daß alte Skopzen eine ziemlich ausgeprägte Bartentwicklung am Kinn und oberhalb der Mundwinkel aufweisen, während die mittlere Partie der Oberlippe, die Unterkinngegend, die Backe und die obere Halsregion, die sonst bei Männern einen reichlichen Bartwuchs zeigen, unbehaart waren.

Die beobachtete Bartbildung entspricht nach ihrer Lokalisation und Beschaffenheit am meisten jener, welche bei alten Frauen häufig auftritt.

Der ganze Stamm und das Perinaeum sind vollständig haarlos; auch an den unteren Extremitäten, vor allem an den Unterschenkeln, fehlen die Haare.

Spärlich entwickelte Achselhaare sind regelmäßig nachweisbar. Die Regio pubis ist spärlich behaart, ganz charakteristisch ist die Abgrenzung der Behaarung gegen die Unterbauchregion. Während beim normalen Mann die obere Haargrenze, nabelwärts sich fort-

1) Tandler, J. und Grosz, L., Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin 1913.

setzend, spitz zuläuft, ist beim Skopzen — ähnlich wie bei der Frau — die Haargrenze eine horizontal verlaufende".

Dazu kommen ferner noch regionäre, oft bedeutende Fettansammlungen. Was den Kehlkopf betrifft, so glauben die Verfasser, daß er nicht weiblich ist, sondern auf einem kindlichen Stadium stehengeblieben; die Stimme soll der eines mutierenden Knaben ähneln. Was den eigentlichen Genitalapparat betrifft, so wird folgendes festgestellt:

„Prostata und Samenblasen verharren in einem mehr oder weniger kindlichen Zustand. Hierbei gelangt die funktionelle Sonderung des uropoetischen und des Zeugungsapparates prägnant zum Ausdrucke. Während das corpum cavernosum urethrae und der den Bulbus urethralis einhüllende M. bulbo-cavernosus eine dem Alter des Individiums entsprechende Ausbildung aufweisen, sind die Corpora cavernosa penis und der M. ischio-cavernosus in ihrer Fortentwicklung stehen geblieben, vielleicht sogar der Inaktivitätsatrophie verfallen. Der Penis bleibt in seiner Entwicklung weit zurück, gleicht nach Form und Größe dem eines Kindes".

Tandler und Grosz schließen aus diesen Tatsachen, daß die Kastration nicht das Erscheinen der Charaktere des entgegengesetzten Geschlechts hervorruft, sondern nur Stehenbleiben auf dem Zustande der Unreife, das Hervorbringen einer asexuellen Form. Wir können dem, wie wir schon früher sahen, nicht ganz zustimmen. Die Kastrationsfolgen bei Säugetieren und Vögeln sind sehr verschiedenartig je nach dem Objekt und der Zeit der Kastration. In manchen Fällen ruft Kastration bereits Intersexualität hervor, in anderen ist dazu noch Transplantation der entgegengesetzten Drüse erforderlich. Es ist klar, daß Intersexualität im Gefolge von Kastration nur für solche Organe möglich ist, die sich erst nach der Operation differenzieren. Deren sind aber nur sehr wenige beim Säugetier und Mensch. Nach unserer Gesamtauffassung müßten diese sich dann in weiblicher Form differenzieren. Dies trifft aber durchaus für die Kastration zu. Wenn wir vom Fettansatz absehen, der mit anderen Stoffwechselverhältnissen zusammenhängen kann, so differenziert sich nach der Kastration die Schambehaarung und sie erscheint weiblich, es differenziert sich der Altersbart in weiblicher Form. Nach Pelikan[1] wachsen auch die Kopfhaare unbehindert fort und fallen in vorgerücktem Alter weniger aus. Ferner gibt es eine ganze Reihe von Angaben über die Ent-

1) Zitiert nach Tandler-Grosz.

wicklung von Brustdrüsen und breitem Warzenhof bei männlicher Kastration, die sich bei Kammerer[1] zusammengestellt finden, die nicht leicht dadurch entkräftet werden können, daß die Gynaekomastie sich nicht bei allen Eunuchen findet. Wir glauben also, daß die Wirkung der Kastration eine mäßige Intersexualität ist, wobei von der Geschlechtsveränderung nur die Teile betroffen werden können, die noch beide Differenzierungsmöglichkeiten vor sich haben.

Es sei schließlich noch bemerkt, daß auch für den Menschen die innersekretorische Wirkung der interstitiellen Drüse festgestellt ist. In Fällen von Cryptorchismus kann die Spermiogenese ganz unterdrückt sein, während jene Drüse existiert. Dann sind auch alle sekundären Geschlechtscharaktere normal. Ja, hier besitzen wir sogar ein direktes beweisendes Experiment. Lichtenstern[2] gelang es, einem Soldaten, der nach Vernichtung des Hodens bereits die Kastrationsfolgen zeigte, einen kryptorchischen, also nur interstitielles Gewebe enthaltenden Hoden einzupflanzen und den baldigen Rückgang aller Kastrationsfolgen zu beobachten.

Über weibliche Frühkastration sowie über Transplantation entgegengesetzter Gonaden liegt kein zuverlässiges Material vor.

Die Erscheinungen bei Spätkastration oder Altersdegeneration der Gonaden sind nicht sehr geeignet, viel Licht auf das Sexualproblem zu werfen. Immerhin lassen sich, wenn auch mit Vorsicht, einige der in solchen Fällen beobachteten Erscheinungen an Frauen der Hahnenfedrigkeit alter Vögel vergleichen. Das trifft vor allem für die Behaarung zu. (Friedenthal[3].)

β) Intersexualität

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß auch beim Menschen typische Intersexualität vorkommt. Sie wird gewöhnlich als Pseudohermaphroditismus bezeichnet. Ihrer systematischen Betrachtung stehen aber außerordentliche Schwierigkeiten entgegen. Einmal ist über die Ursache nicht das geringste bekannt, so daß wir nicht einmal sagen können, ob sie zygotisch oder hormonisch ist. Sodann sind die Typen so außerordentlich verschieden, daß es schwer ist, sie richtig zu ordnen. Ferner besitzen wir für die Säugetiere, mit alleiniger

1) Kammerer, P., Ursprung der Geschlechtsunterschiede. Fortschr. naturwiss. Forsch. 5. 1912.

2) Lichtenstern, Behebung von Kastrationsfolgen beim Menschen durch Transplantation von cryptorchen Hoden. Münchn. Med. Wochenschr. 19. 1916.

3) Friedenthal, H., Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen. Jena 1908.

Ausnahme der Zwicke, keine systematischen Kenntnisse über die verschiedenen möglichen höheren Intersexualitätsstufen. Daher kann nicht einmal mit Sicherheit angegeben werden, welches das genetische Geschlecht eines Intersexuellen ist, d. h. das Geschlecht, dem er genetisch zugehören sollte. Allerdings unterscheiden die Anatomen einen Pseudohermaphroditismus femininus und masculinus. Auf wie unsicherem Boden aber dies steht, geht ohne weiteres durch den Vergleich mit der Zwicke (s. o.) hervor. Hier sind die äußeren Genitalien meist weiblich, die inneren männlich; das Tier ist aber mit Sicherheit genetisch weiblich. Ein analog gebauter menschlicher Intersexueller würde zweifellos für einen Fall von Pseudohermaphroditismus masculinus erklärt werden. Da er wegen der weiblichen äußeren Genitalien sicher als Mädchen aufgezogen würde, aber infolge der innersekretorischen Tätigkeit des Hodens männliche Instinkte zeigen würde, so ergäbe es den schönsten Fall von erreur de sexe und die Autoritäten würden ihn für männlich erklären. Trotzdem ist er ein genetisch weiblicher Intersexueller mit hochgradiger Intersexualität. Bei den Zwicken sollen nun aber auch Individuen vorkommen, bei denen die äußeren Genitalien mehr männlich sind.[1] Ein gleicher Fall beim Menschen würde unzweifelhaft als männlich mit leichter Intersexualität des äußeren Genitales gedeutet werden. Und doch wäre es ein extremer Fall weiblicher Intersexualität mit fast vollendeter Geschlechtsvertauschung. Diese Beispiele machen es klar, daß es unmöglich ist, das genetische Geschlecht Intersexueller und ihren Grad männlicher oder weiblicher Intersexualität zu bestimmen, bevor für jeden Typus ein Analogon bei Säugetieren bekannt ist, dessen Genese feststeht. Es sei nur im Vorübergehen auf die medizinische und juristische Bedeutung dieser Tatsachen hingewiesen.[2]

Wenn wir die Fälle menschlicher Intersexualität betrachten — Neugebauer[3] hat in seiner Monographie an die 2000 zusammengestellt —, so ist eines klar, nämlich daß sich in bezug auf innere wie äußere Genitalien jeder denkbare Übergang zwischen den zwei Geschlechtern findet. Wir erinnern zunächst an die normale Entwicklung des menschlichen Genitales. Die inneren Organe werden bekanntlich in beiden Geschlechtern gleich angelegt, schlagen dann

---

1) Das gleiche tritt bei den durch Transplantation maskulierten Weibchen von Nagetieren ein. (Steinach, Lipschitz.)

2) Goldschmidt, R., Die biologischen Grundlagen der konträren Sexualität und des Hermaphroditismus beim Menschen. Arch. Rassen-Gesellsch. Biol. 12. 1916.

3) F. L. von Neugebauer, Hermaphroditismus beim Menschen. Leipzig 1908.

aber verschiedene Richtung ein, wie das Schema Fig. 110 zeigt. Dabei bleiben auch normalerweise Reste der Anlage des anderen Geschlechts erhalten, so beim männlichen Geschlecht der Uterus masculinus und Tubenreste, beim weiblichen Geschlecht Teile des Wolffschen Gangs als Hydatide und Epoophoron. Die äußeren Genitalien haben ebenfalls identische Anlagen und der männliche Zustand entwickelt sich weiter aus einem dem weiblichen gleichenden, wie Fig. 111 zeigt. Die Hauptzüge und die Homologien dürfen wir als bekannt voraussetzen. Bei der Intersexualität werden nun hauptsächlich die folgenden Typen verzeichnet (nach Neugebauer):

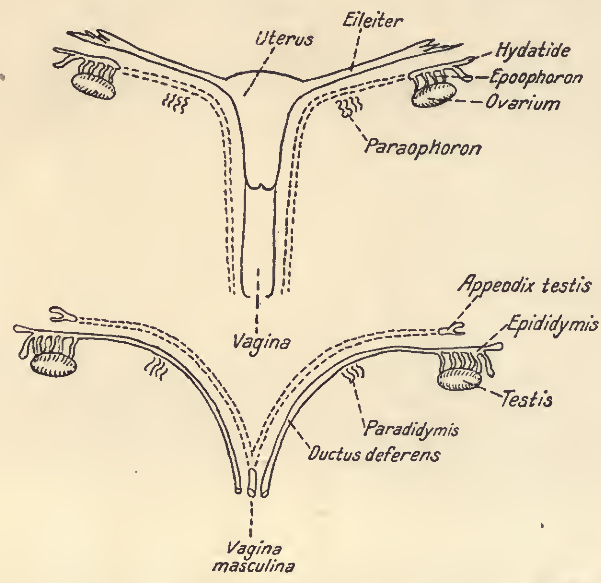


Fig. 110. Schema der zwittrigen Genitalanlage eines Säugers. Müllerscher Gang innen, Wolffscher Gang außen. Nach Broman aus Plate

1. Äußeres Genitale weiblich, ebenso die inneren, aber außerdem die Wolffschen Gänge entwickelt. (Pseudohermaphr. feminin. int.)

2. Äußere Genitalien: Mehr oder weniger hypertrophische, selbst erektile Clitoris, unter Umständen der Länge nach von der Harnröhre durchbohrt. Schamlippen mehr oder minder weit verwachsen. Urethalöffnung vereinigt. Innere Genitalien weiblich. (Ps. fem. externus.)

3. Äußere Genitalien den männlichen ähnlich, Ovarien, Müllersche und Wolffsche Gänge vorhanden. (Ps. fem. completus.)

4. Äußere Genitalien männlich, Hoden und mehr oder weniger rudimentäre Wolffsche Gänge mit Derivaten, außerdem mehr oder

minder entwickelte Uterus, Tuben, Vagina. Der Hoden liegt oft da, wo die Ovarien liegen sollen. (Ps. masculinus internus.)

5. Äußere Genitalien männlich mit Hypospadie und mehr oder weniger Rudimentation des Penis; alle Übergänge zu „scheinbar"

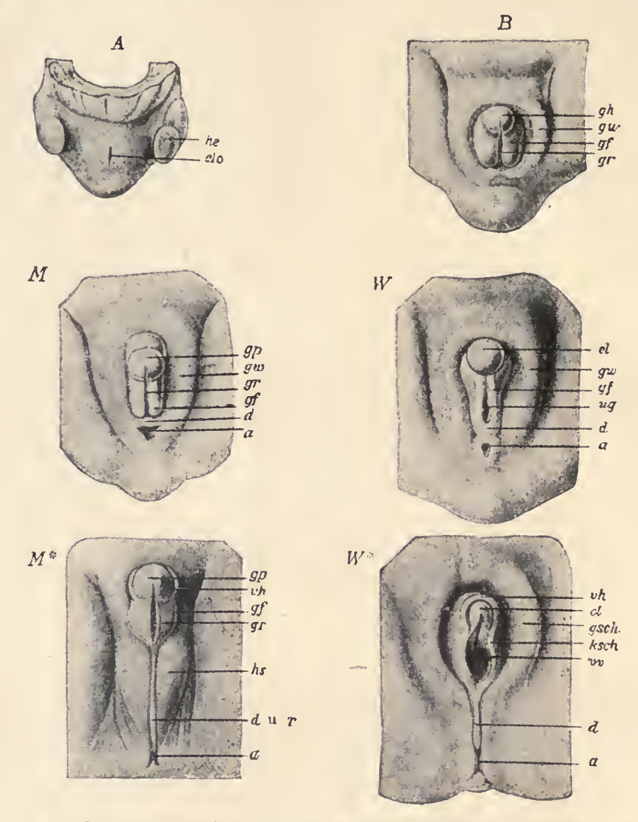


Fig. 111. Modelle der Entwicklung der äußeren Genitalien (aus O. Hertwig). *A* u. *B* junge Stadien, die beiden Geschlechtern gemeinsam sind. *M* u. *M** männliche Entwicklung bei $2^1/_2$ und 3 Monate alten Embryonen, *W* und *W** weibliche Embryonen von $2^1/_2$ und $4^1/_2$ Monaten. *he* hintere Gliedmaße, *clo* Kloake, *gh* Geschlechtshöcker, *gf* Geschlechtsfalte, *gr* Geschlechtsrinne, *gw* Geschlechtswülste, *gp* Eichel, *cl* Clitoris, *d* Damm, *a* After, *ug* Eingang znm sinus urogenitalis, *vv* vestibulnm vaginae, *vh* Vorhaut, *hs* Hodensack, *d* u. *r* raphe perinei und scroti, *gsch* große Schamlippen, *ksch* kleine Schamlippen

rein weiblichem Apparat. Innere Genitalien männlich. (Ps. masculinus externus). Wir weisen auf die Ähnlichkeit dieser Kategorie (der häufigsten Form menschlicher Intersexualität) mit dem Bau der Zwicke hin. Ist die Homologisierung richtig, dann wäre dies weibliche Intersexualität!

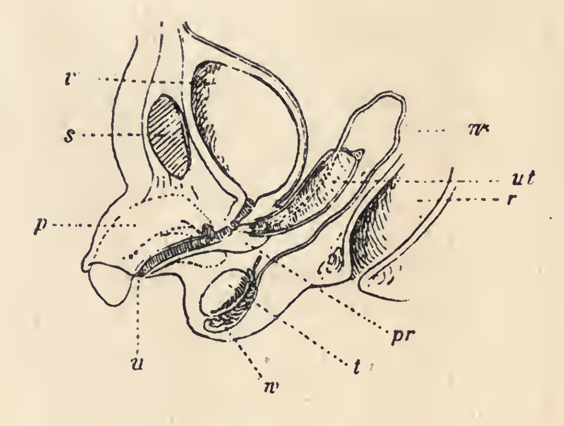
6. Äußere Genitalien weiblich. Hoden, Wolffsche und Müller-

sche Gänge vorhanden. Canalis urogenitalis persistiert. (Ps. masc. completus.)

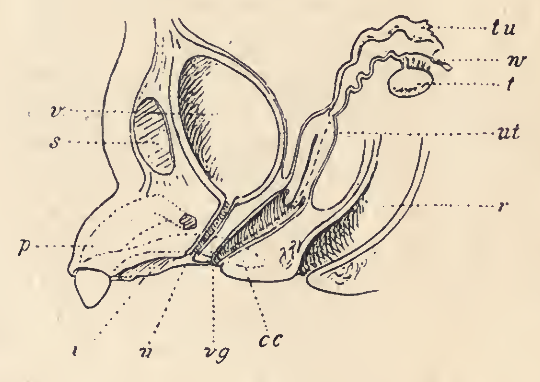
In Fig. 112 (S. 238) sind schematische Bilder von drei Typen der Intersexualität wiedergegeben. Sie erläutern ohne weiteres das Vorstehende.

Wie schon hervorgehoben, ist zurzeit eine richtige Anordnung dieser Intersexualitätstypen nicht möglich. Ebensowenig kennen wir ihre Ursachen. Lillie hat gelegentlich darauf hingewiesen, daß es doch eine sehr merkwürdige Tatsache ist, daß die im mütterlichen Blut kreisenden weiblichen Hormone keinen Einfluß auf die männliche Frucht ausüben. Es muß also irgend etwas vorhanden sein, was dies verhindert. Eine Störung dieses unbekannten Mechanismus könnte dann gelegentlich zu männlicher Intersexualität durch den Einfluß mütterlicher Hormone führen. Diese Idee verdient sicher, für einen Teil der menschlichen Intersexualität wenigstens, im Auge behalten zu werden. Ein anderer bemerkenswerter Punkt ist, daß nach Neugebauer in recht vielen Fällen Intersexualität bei mehreren Gliedern einer Familie vorkommt, also vielleicht etwas Erbliches im Spiel ist. Für die Hypospadie ist mit Sicherheit bekannt, daß sie sowohl als dominante Eigenschaft, als auch gelegentlich geschlechtsbegrenzt vererbt vorkommt. Doch wissen wir hier nicht, ob wirkliche Intersexualität oder eine Entwicklungshemmung nach Art der Hasenscharte vorliegt. Letzteres erscheint wahrscheinlicher, obwohl Lipschitz (l. c.) zu ersterer Erklärung neigt. Zu wieder einer anderen Erklärung ist Steinach[1] auf Grund seiner sehr interessanten Versuche gelangt. Im Anschluß an seine früher besprochenen Transplantationsversuche an Nagetieren führte dieser Forscher auch den Versuch aus, jungen, kastrierten Meerschweinchen gleichzeitig Hoden und Ovarien zu implantieren. Das Resultat war eine Art Zwitterbildung der Tiere. Waren die Gonaden dicht nebeneinander verpflanzt, so verwuchsen sie zu einer Art Zwitterdrüse, die das interstitielle Gewebe (Pubertätsdrüse) beider Geschlechter enthielt. Die körperlichen Merkmale der Männchen waren wohl ausgebildet, von weiblichen Charakteren aber diejenigen, die normalerweise bei Männchen rudimentär ausgebildet sind, echt weiblich, nämlich die Zitzen und Milchdrüsen. Psychisch wechselten bei diesen „Zwittern" männliche und weibliche Erotisierung ab. Steinach schließt daraus

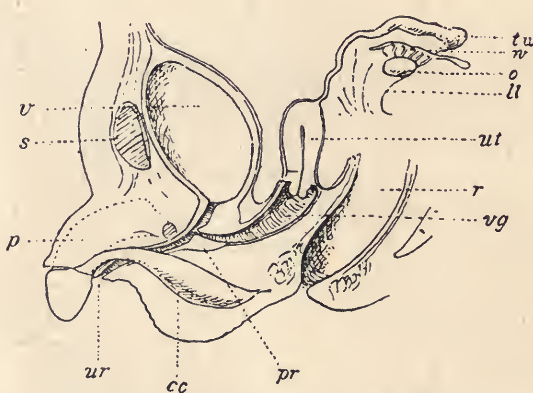
1) Steinach, E., Pubertätsdrüsen und Zwitterbildung. Arch. Entwicklungsmech. 42. 1916.



I. Hypospadie geringen Grades mit Uterus masculinus



II. Pseudohermaphroditismus masculinus mit totaler Hypospadie, offener Mündung der Vagina, kleinen Schamlippen (e), weiblicher Anordnung des Corpus cavernosum urethrae (vestibuli), fleischigem Uterus mit Tube, Hoden mit Nebenhoden und Vas deferens, welches in der seitlichen Wand der Vagina nach abwärts verläuft



III. Pseudohermaphroditismus femininus: äußerlich durchaus männliche Genitalien mit geringer Hypospadie; Labia majora vollständig verschmolzen; Corpus cavernosum urethrae von weiblicher Anordnung; Vagina mündet am Colliculus seminalis in die Pars prostatica urethrae. Ovarium rudimentär

Fig. 112. Drei Typen von ausgesprochenem Pseudohermaphroditismus. Halbschematische Darstellung der Geschlechtsorgane bei Pseudohermaphroditismus. Nach Marchand aus Neugebauer.

v Harnblase, *s* Symphyse, *p* Penis resp. penisartige Clitoris, *u* Urethralmündung, *r* Rectum, *cc* corpus cavernosum urethrae resp. vestibuli, *vg* Vagina, *ut* Uterus, *pr* Prostata, *W* Wolffscher Gang des Wolffschen Körpers (Parovarium, Nebenhoden, Vas deferens, Hydatide), *l* kleine Schamlippen (in II), *t* Hoden, *tu* Tube (in III abgeschlossen), *ll* Ligamentum latum

für den sogenannten Pseudohermaphroditismus, daß in all den vielen Fällen, wo homologe und heterologe Merkmale sich bei einem Individuum mit eingeschlechtig scheinenden Gonaden vereinigt finden, es sich hier darum handelt, „daß diese Gonaden nur in bezug auf die generativen Anteile eingeschlechtig, aber in bezug auf die innersekretorischen Elemente zweigeschlechtig sind, daß sie also eine zwittrige Pubertätsdrüse enthalten."

Diese Anschauung deckt sich im wesentlichen völlig mit unsern gleichzeitig veröffentlichen Schlußfolgerungen.[1] Wir halten es für wahrscheinlich, daß der Pseudohermaphroditismus zygotische Intersexualität darstellt. Da bei den Säugetieren die Pubertätsdrüse als Vermittler zwischen Geschlechtsfaktoren und definitiver Differenzierung eingeschaltet ist, ist die Konsequenz der zygotischen Intersexualität die intersexuelle Pubertätsdrüse. Noch in zwei weiteren wichtigen Punkten kamen wir aber gleichzeitig von ganz verschiedenem Ausgangspunkt aus zu ziemlich identischen Schlußfolgerungen. Das eine ist die Beurteilung der Homosexualität als Intersexualitätsstufe, das andere ist das Aufgeben der Unterscheidung von Hermaphroditismus und Pseudohermaphroditismus, da ersterer ja die höchste Intersexualitätsstufe sein mag. (Nicht sein muß, siehe oben bei Teratologischer Hermaphroditismus.) Wir schlossen damals, wieder ausgehend von unseren Intersexualitätsstudien, daß Homosexualität durch Transplantation normaler Gonaden müsse beseitigt werden können. Steinach und Lichtenstern[2] haben nun tatsächlich dies Experiment mit Erfolg durchgeführt!

c) Die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere

Über das Verhalten sekundärer Geschlechtscharaktere des Menschen bei Kreuzungen von Rassen, die sich in solchen unterscheiden, scheint nicht viel bekannt zu sein. Es ist uns nur die Mitteilung von Fischer[3] bekannt geworden, daß bei den südwestafrikanischen Bastards (Nachkommen von Hottentotten-Buren-Kreuzungen) sich im weiblichen Geschlecht alle Übergänge von nahezu einem Hottentottensteiß zu normalem Verhalten finden, sowie auch verschiedenartige

---

1) Goldschmidt, R., Die biologischen Grundlagen der Intersexualität und des Hermaphroditismus beim Menschen. Arch. Rassen u. Gesellsch. Biol. 12. 1916.

2) Steinach und Lichtenstern, Umstimmung der Homosexualität durch Austausch der Pubertätsdrüsen. Münchn. Med. Wochenschr. 21. 1918.

3) Fischer, E., Die Rehobother Bastards. Jena 1913.

Brustformen. Das deutet auf ein mendelndes Verhalten hin, wie es zu erwarten ist.

d) Hermaphroditismus

Unter Hermaphroditismus verstehen wir auch hier das Vorhandensein von Geschlechtsdrüsen beiderlei Art. Der Hermaphroditismus kann ein Endglied der Reihe der früher als Intersexualität behandelten Erscheinung des „Pseudohermaphroditismus“ sein und gehört dann in den vorletzten Paragraphen. Er kann auch zu der vor der Hand noch nicht analysierten Gruppe des teratologischen Hermaphroditismus gehören und er kann Gynandromorphismus sein, wenn solcher überhaupt bei Säugetieren möglich ist. Tatsächlich kennen wir hier nur gelegentliche Abnormitäten, für die eine sichere Erklärung zu finden nicht leicht ist. Unter den sicheren Fällen sind die folgenden genügend bekannt: Gudernatsch[1] konnte die Keimdrüse eines Hermaphroditen untersuchen, die durch Operation entfernt war und sich mikroskopisch zweifellos als ein Ovotestis erwies. Das Individuum hatte weibliche äußere Genitalien, aber die Clitoris war stark vergrößert mit der Öffnung der Urethra ventral auf ihr. Die Vagina endete blind, Uterus fehlte. Die Behaarung des Körpers war weiblich, Brustdrüsen fehlten, der Larynx



Fig. 113. Ovotestis des Falls Salén nach Pick. *o*, *o'* Ovarialteil, *h* Hodenteil, *at* albuginea testis, *hk* Hodenkanälchen, *rt* rete testis, *fc* Follikelcysten, *cl* corpus luteum

1) Gudernatsch, J. E., Hermaphroditismus verus in Man. Amer. J. Anat. 11. 1911.

war männlich. Das Individuum hatte sich stets für weiblich gehalten, hatte aber nie menstruiert und auch keine libido. Die operierte Drüse war ein degenerierter Hoden, an dem nur ein kleiner Knoten Eierstockcharakter trug. Ein ganz ähnlicher Fall ist der von Pick[1] näher beschriebene Fall Salén. In Fig. 113 ist ein Schnitt durch den Ovotestis dieses Hermaphroditen wiedergegeben. Die biologische Deutung eines derartigen Hermaphroditen ist außerordentlich schwierig, da sowohl für den Menschen wie die Säugetiere kein vergleichbares Experimentalmaterial vorliegt. Es ist bemerkenswert, daß im großen ganzen die Charaktere eine große Ähnlichkeit mit den von Lillie u. a. für die Zwickkalbinnen beschriebenen haben. Der „Hermaphrodit" könnte dann ein analoger Fall extremer hormonischer Intersexualität auf weiblicher Grundlage sein. Es ist aber nicht zu leugnen, daß auch das Umgekehrte denkbar ist, männliche Konstitution mit sekundärer intersexueller Verschiebung nach der weiblichen Seite. Eine Einzeldiskussion erscheint zwecklos, solange es noch nicht gelungen ist, auch bei Säugetieren experimentell die höheren Intersexualitätsstufen durch embryonale Bewirkung hervorzurufen.

Ein bedeutungsvoller Fall von etwas verschiedenem Typus ist von Simon[2] studiert. Das Individuum wird beschrieben als mit Mannesbewußtsein, auch erotischem, weiblichen Brüsten, Genitalblutungen, weiblicher Schamhaargrenze; rudimentärer Penis vorhanden Tuben, und ein Orificium, von dem nicht feststeht, ob es Urethra oder canalis urogenitalis ist. Die Operation ergibt im rechten Leistenkanal eine Tube mit Ostium, ligamentum latum und Parovarium; ferner eine Keimdrüse mit Epididymis und vas deferens. Mikroskopisch zeigt sich, daß die Keimdrüse einen Eierstocks- und einen Hodenteil enthält. Dieser Fall sieht mehr nach Gynandromorphismus aus.

e) Das Zahlenverhältnis der Geschlechter

Das statistische Material, das über das Zahlenverhältnis der Geschlechter beim Menschen vorliegt, ist ganz außerordentlich. Seinem Umfang entsprechend ist es auch stets herangezogen worden, um diese oder jene Geschlechtstheorie zu stützen. Dabei sind die absonderlichsten Dinge zutage gefördert worden, über die im einzelnen

1) Pick, L., Über den wahren Hermaphroditismus des Menschen. Arch. mikr. An. 84. 1914.

2) Simon, W., Hermaphroditismus verus. Virchows Archiv 172. 1903.

zu berichten zwecklos ist. So hat ein berühmter Astronom auf mathematischem Weg aus der Statistik bewiesen, daß der Vater überhaupt nichts mit der Geschlechtsbestimmung zu tun hat, nur die Mutter, und daß das Geschlecht überhaupt nicht in einem bestimmten Augenblick festgelegt wird, sondern durch eine Reihe zufälliger Ursachen, die bald in dieser, bald in jener Richtung wirken, was er im einzelnen durch einen Vergleich mit Wasserpartikelchen in einem sich teilenden Strom erläutert.[1] Unsere gesamten bisherigen Erörterungen lassen es wohl überflüssig erscheinen, diesen Punkt weiter zu diskutieren. Und wir können einfach auf das oben für das Zahlenverhältnis der Geschlechter im Tierreich Gesagte hinweisen. Wie dort, so sind auch für den Menschen eine Reihe von Ursachen denkbar, die das Zahlenverhältnis von der Norm, nämlich 1 : 1 abweichen lassen.

Als erste Möglichkeit kommt wieder die selektive Elimination eines Geschlechts in Betracht, die auch hier erwiesen ist. Das Zahlenverhältnis der Geschlechter, wie es in Volkszählungen hervortritt, ist nach Bälz[2] folgendes:

Zahl der ♀ : 100 ♂

Großbritannien	107,0	Belgien	101,5
Norwegen	106,4	Italien	101,0
Dänemark	105,8	Polen	99,5
Schweden	104,9	Griechenland	98,6
Spanien	104,9	Japan	98,0
Österreich	103,5	Indien	96,0
Deutschland	103,2	Bulgarien	95,8
Europäisches Rußland	102,9	Serbien	94,3
Schweiz	102,9	Sibirien	94,3
Ungarn	102,4	Kaukasus	90,1
Frankreich	102,2	Korea	88,5
Holland	101,7	Russisches Zentralasien	85,1
Irland	101,6	China	80,1

Es ist also in der Regel ein Überschuß an Frauen vorhanden. Da, wo Männerüberschuß angegeben wird, hat man allen Grund an der Zuverlässigkeit der Statistik zu zweifeln. Vergleicht man nun hiermit eine Statistik der Geburtszahlen, so findet man, daß fast

---

1) Newcomb, S., A Statistical Inquiry into the Probability of Causes of the Production of sex in Human Offspring, Carnegie Inst. Publ. 1904.

2) E. v. Bälz, Die Verhältniszahl der Geburten in verschiedenen Ländern. Korrespondenzbl. deutsch. Anthr. Ges. 42. 1911.

immer die männlichen Geburten überwiegen, im Durchschnitt im Verhältnis von 106 : 100. Zum Beispiel:

	♂ : 100 ♀		
Deutschland	105,2	Spanien	108,3
England	103,6	Österreich	105,8
Frankreich	104,6	Ungarn	105,0
Italien	105,8	Schweiz	104,5
Rußland	105,4		

Es werden also mehr Knaben geboren, aber in früher Jugend eliminiert. Die Elimination findet aber auch schon vor der Geburt statt, denn die Statistik der totgeborenen Kinder gibt einen noch größeren Knabenüberschuß, nämlich:

Deutschland	128,3
Österreich	132,1
Frankreich	142,2
Italien	131,1

Und endlich fand sich bei Untersuchung abortierter Früchte ein noch größerer Knabenüberschuß, nämlich 160 ♂ : 100 ♀.[1] Es findet also ohne Zweifel eine selektive Elimination des männlichen Geschlechts statt. Aber diese Statistiken gaben uns keinerlei Antwort auf die Frage, ob das Verhältnis der befruchteten Eier 1 : 1 ist oder nicht, und weshalb es von dieser Norm abweicht. Eine sichere Antwort darauf ist wohl überhaupt nicht zu erhalten.

Andere Möglichkeiten der Beeinflussung des Zahlenverhältnisses sind genau so wie bei den Säugetieren gegeben und wir verweisen deshalb auf die dortige Diskussion über differentielle Befruchtung, die durch das Ei wie durch die Spermien bedingt sein kann. Für einige der dort behandelten Möglichkeiten gibt es statistische Parallelen für den Menschen. So erwähnten wir dort Angaben, daß Bastardierung das Zahlenverhältnis beeinflußt, und betrachteten es als einen Spezialfall der selektiven Elimination eines Geschlechts. Für den Menschen können dem Pearls Angaben gegenübergestellt werden, daß in Argentinien das Zahlenverhältnis für reine Italiener 100,77 ♂ : 100 ♀ sei, für Argentinier 103,26 ♂ : 100 ♀, und für deren Kreuzung 105,72 ♂ : 100 ♀. Anderseits aber findet E. Fischer[2]

1) Lenhossek, M. von, Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903. — Duesing, K., Die Regulierung der Geschlechtsverhältnisse bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. Jenaische Ztschr. 17. 1884.

2) l. c. s. auch das Material in K. Pearson, The Chances of Death London 1897.

für die viel differentere Kreuzung Buren-Hottentotten 107,6 : 100 im Vergleich mit 108,6 für die Buren.

Für die Möglichkeit einer differentiellen Befruchtungsfähigkeit der Eier durch die zwei Spermiensorten hatten wir die Angaben angeführt, die sich auf Verschiebung des Zahlenverhältnisses nach der Jahreszeit und nach dem Alter der Mutter fanden. Auch hierfür gibt es Angaben für den Menschen. Duesing wie Heape[1] finden mehr Knabengeburten im Winter und glauben, daß die geringste Zahl für Knaben mit der Zeit größter Fruchtbarkeit zusammenfällt. Nämlich:

♂ : 100 ♀	Duesing für Preußen	Heape für Cuba Weiße	Farbige
Zeit höchster Geburtsziffer	105,92	104,29	99,3
Zeit niedrigster Geburtsziffer	108,77	108,02	108,3

Dies könnte also eine Periodizität sein. Was das Alter der Mutter betrifft, so findet Bidder für Mütter unter 19 Jahren 122,2 ♂ : 100 ♀, für Mütter von 20—30 Jahren 104,6 ♂ : 100 ♀, und für Mütter über 40 Jahren 131 ♂ : 100 ♀. Analog sind Geißlers Zahlen für das Verhältnis in großen und kleinen Familien, nämlich 106,8 ♂ : 100 ♀ für Famlilien mit über 7 Kindern und 105,8 ♂ : 100 ♀ für kleinere Familien. Punnett konnte dies allerdings nicht bestätigen.

Endlich käme auch die Möglichkeit der differentiellen Befruchtungsfähigkeit frisch ausgestoßener und älterer Eier in Betracht, wie wir sie im Anschluß an Thury erwähnt hatten. Es ist bekannt, daß es ein alter Hebammenaberglaube ist, daß die Konzeptionszeit (im Verhältnis zur Menstruation) einen Einfluß auf das Geschlecht hat. Da aber wahrscheinlich auch zu anderen Zeiten Ovulation stattfindet, so kommt dem keine Bedeutung zu.

Es hat wohl keinen Zweck, diese Zitate weiter zu vermehren, denn sie geben uns keine Einsicht in die Ursachen. Welcher Art diese theoretisch sein können, haben wir ja früher schon erörtert. Und die dort gegebene Tabelle der Möglichkeiten gibt auch die Antwort auf die Frage, welche Aussichten theoretisch für eine willkürliche Beeinflussung der Geschlechtszahl vorhanden sind.

1) Bidder, F., Über den Einfluß des Alters der Mütter auf das Geschlecht des Kindes. Ztschr. Geburtsh. Gynäk. 11. 1878. — Geißler, A., Beiträge zur Frage des Geschlechtsverhältnisses der Geborenen. Ztschr. sächs. statist. Bur. Dresden 35. 1889. — Punnett, B. C., On Nutrition and Sex-Determination in Man. Proc. Camb. Phil. Soc. 12. 1903. — Heape, The Proportion of Sexes produced etc. Phil. Trans. R. S. London. B. 200. 1908. — Pearl, R., On the relation of Race-Crossing to the Sex-Ratio. Biol. Bull. 15. 1908.

Register